

ARCHIVES NÉERLANDAISES
DE
ZOOLOGIE

RÉDIGÉES PAR

Prof. Dr. H. F. NIERSTRASZ,

Dr. H. J. VONK et Dr. H. C. BLÖTE

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE)

et Prof. Dr. A. F. HOLLEMAN

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES)

PUBLIÉES PAR LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE
(NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING) À AMSTERDAM

ET LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES

(HOLLANDSCHE MAATSCHAPPIJ DER WETENSCHAPPEN) À HARLEM

ORGANE OFFICIEL

DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE.

TOME I

LEIDEN

E. J. BRILL

1935

ARCHIVES NEED LANDAIS

COLOGNE

- 1. The first of the three main groups of the French and the German...
- 2. The second of the three main groups of the French and the German...
- 3. The third of the three main groups of the French and the German...
- 4. The fourth of the three main groups of the French and the German...
- 5. The fifth of the three main groups of the French and the German...
- 6. The sixth of the three main groups of the French and the German...
- 7. The seventh of the three main groups of the French and the German...
- 8. The eighth of the three main groups of the French and the German...
- 9. The ninth of the three main groups of the French and the German...
- 10. The tenth of the three main groups of the French and the German...
- 11. The eleventh of the three main groups of the French and the German...
- 12. The twelfth of the three main groups of the French and the German...
- 13. The thirteenth of the three main groups of the French and the German...
- 14. The fourteenth of the three main groups of the French and the German...
- 15. The fifteenth of the three main groups of the French and the German...
- 16. The sixteenth of the three main groups of the French and the German...
- 17. The seventeenth of the three main groups of the French and the German...
- 18. The eighteenth of the three main groups of the French and the German...
- 19. The nineteenth of the three main groups of the French and the German...
- 20. The twentieth of the three main groups of the French and the German...
- 21. The twenty-first of the three main groups of the French and the German...
- 22. The twenty-second of the three main groups of the French and the German...
- 23. The twenty-third of the three main groups of the French and the German...
- 24. The twenty-fourth of the three main groups of the French and the German...
- 25. The twenty-fifth of the three main groups of the French and the German...
- 26. The twenty-sixth of the three main groups of the French and the German...
- 27. The twenty-seventh of the three main groups of the French and the German...
- 28. The twenty-eighth of the three main groups of the French and the German...
- 29. The twenty-ninth of the three main groups of the French and the German...
- 30. The thirtieth of the three main groups of the French and the German...

THE END

DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE L'ART

LEONARDO
C. J. BARRA
1964

TABLE DES MATIÈRES

H. J. JORDAN. Die Muskulatur der Aktinie <i>Metridium dianthus</i> , ihr Tonus und ihre Kontraktion	p.	1
G. STIASNY. Das Bipolaritätsproblem.	„	35
WERNER FISCHER. Über die seelischen Fähigkeiten und die Artbildung der Tiere	„	54
H. A. STORK. Beiträge zur Histologie und Morphologie des Osphradiums	„	71
W. MICHAELSEN. Oligochäten von Niederländisch-Indien	„	100
JOHANNA MULLER. The Orbitotemporal Region of the Skull of the Mammalia	„	118
KAATJE SCHIJFSMA. Observations on <i>Hydractinia echinata</i> (Flem.) and <i>Eupagurus bernhardus</i> (L.).	„	261
H. C. REDEKE. <i>Acartia</i> (<i>Acanthacartia</i>) <i>tonsa</i> Dana ein neuer Copepode des niederländischen Brackwassers	„	315
N. J. TEN CATE HOEDEMAEKER. Mitteilung über eine reife Plazenta von <i>Phocaena phocaena</i> (Linnaeus)	„	330
G. J. BROEKHUYSEN Jr. The extremes in percentages of dissolved oxygen to which the fauna of a <i>Zostera</i> field in the tide zone at Nieuwediep can be exposed	„	339
P. B. VAN WEEL. Über die Lichtempfindlichkeit der Ambulakralfüsschen des Seesterns (<i>Asterias rubens</i>)	„	347
A. D. VOÛTE. Der Einfluss von <i>Ageniaspis</i> sp. auf ihren Wirt <i>Phyllocnistis citrella</i> Staint. unter verschiedenen (mikro-)klimatischen Verhältnissen	„	354
C. ROMJN. Die Verdauungsenzyme bei einigen Cephalopoden	„	373
H. R. HOOGENRAAD et A. A. DE GROOT. Rhizopoden und Heliozoen aus dem Süsswasser der Niederlande	„	432

ARCHIVES NÉERLANDAISES
DE
ZOOLOGIE

RÉDIGÉES PAR

Prof. Dr. H. F. NIERSTRASZ,

Prof. Dr. H. BOSCHMA et H. C. BLÖTE

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE)

et Prof. Dr. A. F. HOLLEMAN

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES)

PUBLIÉES PAR LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE

(NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING) À AMSTERDAM

ET LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES

(HOLLANDSCHE MAATSCHAPPIJ DER WETENSCHAPPEN) À HARLEM.

ORGANE OFFICIEL

DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE.

LEIDEN

E. J. BRILL

1934

DIE MUSKULATUR DER AKTINIE METRIDIMUM DIANTHUS, IHR TONUS UND IHRE KONTRAKTION

VON

H. J. JORDAN (Utrecht).

AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION DER NEDERL. DIERKUNDIGE VEREENIGING,
DEN HELDER.

I. TONUS UND ERSCHLAFFUNGSKURVE BEIM RINGMUSKEL DES MAUERBLATTES.

Beim Skelettmuskel der Wirbeltiere folgt auf einen Reiz von kurzer Dauer äusserst schnelle Erschlaffung. Die Aufgabe dieser Muskeln ist ja, nach jeder Reaktion so schnell wie möglich in einen Zustand überzugehen, in dem der Muskel neuer Erregung offen steht. Ohne diese Eigenschaft würde kein Pianist zu schneller Technik, zu Trillern imstande sein. Der „Tonus“ zu dem die Muskeln der Wirbeltiere, in Verbindung mit dem Zentralnervensystem, imstande sind, soll auf einer Form von Tetanus beruhen; tonuslösende Reflexe heben diesen Zustand unmittelbar auf. Die glatten Muskeln hohlorganartiger Tiere, soweit sie den Hautmuskelschlauch bilden, verhalten sich ganz anders. Neben Zuckung und Tetanus mit schneller Erschlaffung (wo es solche überhaupt gibt), steht der plastische oder visköse Tonus! Es ist dies durchaus ein Dauer- oder Ruhezustand. In ihm tritt Dehnung nur durch den Zug etwa eines Gewichtes auf. Zwar kann man experimentell eine Art von Spontanerschaffung eines Aplysienmuskels auch in diesem Zustande herbeiführen; hierzu aber ist es nötig das Tier eine Nachtlang in einem Eisschrank bei ungefähr 6° C aufzubewahren. Bei Wiedererwärmung stellt sich der normale Zustand unmittelbar durch langsame Kontraktion wieder her. Praktisch (biologisch) kann man diese Erschlaffung durch lang einwirkende Kälte als bedeutungslos betrachten. Bei der genannten Dehnung durch

Belastung beträgt der Muskel sich wie ein plastischer oder „visköser“ Stoff: die Dehnung ist irreversibel ¹⁾ und, der Viskosität entsprechend, temperaturabhängig. Immerhin wäre es möglich, dass bei passiver Dehnung irgend ein rein spontaner Erschlaffungsprozess eine Rolle spiele. Auch tetanische Kurven dieser Muskeln können ja sehr langgedehnt verlaufen („Reiztonuseffekt“) und dann kann eine solche Decrescente die Form einer Dehnungskurve annehmen, wobei allerdings die Dehnung nur teilweise durch die Belastung des Muskels verursacht wird, da die Spontanerschaffung eine wesentliche Rolle bei der Längenzunahme spielt. Es hat Autoren gegeben, die auf Grund einiger weniger Erfahrungen an „glatten Muskeln“ auch die rein tonische Dehnungskurve als Erschlaffungskurve (Decrescente) eines tonischen Tetanus aufzufassen geneigt waren. Es ist von vorn herein sehr unwahrscheinlich, dass ein Kontraktionsresiduum im lange Zeit ruhenden Muskel überhaupt noch bestehen bleibt, und dabei eine wahrnehmbare Erschlaffung hat. Doch war es notwendig zu untersuchen, ob eine solche Spontanerschaffung bei der plastischen Dehnungskurve des passiv gedehnten Muskels überhaupt, wenn auch nur neben der Plastizität, eine Rolle spielt. Die Dehnungskurve an sich erlaubt nicht zu entscheiden, ob neben plastischer Dehnung auch Spontanerschaffung auftritt; wir mussten daher eine neue Methode zu deren Untersuchung anwenden. Als Material für diese Untersuchung schien das Mauerblatt der Aktinie sehr geeignet und zwar aus folgenden Gründen. Im Gegensatz zum Schneckenfusse hat das Mauerblatt nur in einer einzigen Richtung Muskelfasern: es sind das die Ringmuskeln entodermaler Abkunft. Sie bilden keinen Filz, sondern eine einfache parallelfaserige Schicht. Diese Muskeln haben eine exquisit tonische Funktion: sie haben den Turgor des Aktinienkörpers aufrecht zu erhalten, sich allen Änderungen der Füllung des Gastralraumes anzupassen, aber sie haben keine Arbeit zu leisten. Dem vergleichenden Physiologen ist aber bekannt, wie wenig bei den verschiedenen Tierkreisen Muskeln ähnlichen Baues funktionell miteinander zu vergleichen sind und wie sehr jede Tiergruppe Muskeln mit denjenigen Eigenschaften hat, die zur Gesamtorganisation passen. Unsere Erwartung hat uns nicht getäuscht.

¹⁾ d.h. es fehlt *Proportionalität* zwischen Länge und Spannung des Muskels.

Methode. Die Spontanerschaffung muss sich zeigen, wenn man die passive Dehnungskurve von Zeit zu Zeit unterbricht, eine Pause von bestimmter Zeit einschaltet, dann wieder belastet und die Höhe des „freien Falles“ misst, die neuerlicher langsamer, plastischer Dehnung vorangeht.

Hierbei muss man allerdings bedenken, dass auch nicht organisierte kolloidale Stoffe, wie unvulkanisierter plastischer Kautschuk nach passiver Dehnung und Dehnungspause einen solchen freien Fall zeigen. Auch die Cutis der Holothurien, die praktisch zu keiner Kontraktion imstande ist, sondern nur die Eigenschaft des viskösen Tonus hat, zeigt während der Dehnung, nach Pausen, solchen freien Fall. Allein dieser Fall ist in seiner Höhe der Zeitdauer der Pause nicht proportional. Die Ursache dieses Falles besprechen wir später.

Eine grosse Schwierigkeit bei der Beurteilung der Dehnungskurven bietet die Tatsache, dass der Reiz, den die Präparation des betreffenden Muskelpräparates bildet, sehr heftig ist und bei den Tonusmuskeln lang anhaltenden Reiztonuseffekt erzeugen könnte. Diese „Kontrakturen“ sind zumal den Anfängern auf dem Gebiete dieser Präparationen nur zu bekannt. Der Geübte weiss sie allerdings zu vermeiden. Wie dem aber auch sei, auch in dieser Beziehung ist die Aktinie ein vortreffliches Objekt, da Teile dieses Tieres, wie sie uns als Präparate dienen, tagelang in Seewasser bewahrt werden können, ohne ihre Eigenschaften zu verlieren. „Kontrakturen“ sind dann verschwunden, der visköse Tonus aber ist erhalten.

Die Präparate. Als Material diene *Metridium* (*Actinoloba*) *dianthus*. Zur Untersuchung der Ringmuskeln des Mauerblattes wurden grosse Exemplare durch schnelle Schnitte parallel zum Fussblatte, in Ringe geschnitten. Die Septen und beim obersten Ringe die Mundscheibe wurden entfernt.

Wir nennen den obersten Ring, Ring No. 1, den zweiten No. 2. Beide unterscheiden sich dadurch, dass ein Teil der Ringmuskulatur von No. 1 zum Sphinkter verdickt ist. Trotzdem ergaben sich keine prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden Präparaten. Ein solcher Ring ist ein vortreffliches Objekt. An zwei entgegengesetzten Punkten des Ringes kneten wir je eine Garnschlinge, an welche wir mittels Haken die Fäden unseres Apparates zur Untersuchung des Tonus befestigen. Das Präparat kommt in eine längliche Glasschale. In ihr ruht auf Füssen von Plastizin eine horizontale längliche Glasplatte,

sodass das Präparat, auch wenn das Gewicht daran zieht, immer unterstützt ist. Die Fäden ziehen daher so wagerecht wie möglich vorn zum registrierenden Apparate und hinten zur befestigenden Schraube. Dass das Präparat durchaus gestützt ist, ist notwendig, da es niemals mit seinem eigenen Gewicht belastet sein darf. Der Rand der Schale ist etwas höher als die Glasplatte, damit das Präparat vollkommen von Wasser umgeben sein kann, um jede Reibung an der Glasplatte so gut wie auszuschliessen. (Der vordere Faden läuft daher über eine Rolle zum Schreiber). Zur Registrierung auf dem Kymographion mit langsamem Gange (1 cm = 50") dient der Ordinatschreiber von N. POSTMA¹⁾.

Der Faden, der das Präparat mit dem Schreiber verbindet, läuft durch eine „Bremse“; wenn diese geschlossen ist, ist jegliche Verbindung zwischen dem Schreiber mit dem Gewichte und dem Präparat unterbrochen. Sobald das Präparat lange genug geruht hat, wird die Bremse geöffnet, das Gewicht zieht und die Dehnungskurve wird auf der Trommel aufgenommen. In der Regel wurde die Dehnungskurve je eine Minute lang aufgenommen (um möglichst gleiche Abszissen zu erhalten), sodann gebremst und die Pause eingeschaltet. Nach der Pause wurde aufs Neue eine Minute lang die Dehnung aufgenommen.

Es wurden in der Regel Pausen von abwechselnd 10 und 30 Minuten angewandt; die Reihenfolge der Pausenlänge wurde variiert.

1. BEI GERINGER LAST BRAUCHT KEIN FREIER FALL NACH PAUSEN AUFZUTRETEN.

Versuch vom 25. August 1933. Ring No. 2, Last 11,1 gr, bald nach der Präparation. Diese fand statt um 11 Uhr 10, die erste Aufnahme um 11 Uhr 40. Temperatur 21°. Die ersten Aufnahmen zeigen deutlichen Fall, nach jeder Pause, der nach einer Pause von 2 Stunden deutlich grösser ist (9.2 mm) als nach der ersten Pause von 30 Minuten (2.8 mm) (offenbar Spontanserschaffung nach Präparation). Von 14 Uhr 40 ab tritt nach Pausen von 29 Minuten kein eigentlicher freier Fall mehr auf. Das Präparat liefert eine fast stetige Dehnungskurve, an der man die Folge der Pausen kaum an einer leichten Vergrösserung

¹⁾ POSTMA, N., 1933. Recherches sur l'allongement du pied de l'escargot. Proc. Kon. Acad. Wetensch. Amsterdam, 36, p. 360.

mit folgender Verminderung des Elevationswinkels feststellen kann. Der mittlere Elevationswinkel (gemessen, als ob die Dehnungskurve eine gerade Linie wäre) beträgt 15° .

Versuch vom 26. August, Ring No. 2. Präpariert am 25. August und um 17 Uhr auf den Apparat gebracht. Anfang der Kurvenaufnahme am 26. August, um 9 Uhr 10, Temp. 22° , Last 11.1 gr. Von Anfang an kein Fall nach Pause.

Die zuweilen auftretende kleine Zacke ist bei 28 Minuten Pause nicht grösser als bei 10 Minuten (9 Messungen, die letzten ohne jede Zacke). Stetige Dehnungskurve, ohne jede Änderung bei den Pausen, mittlerer Elevationswinkel (während 82 Min.) 9.9° . Totalentlastung: die Kurve läuft direkt fast rein horizontal, winzige Abweichung nach oben nur mit dem Lineal festzustellen, ohne eigentliche Wiederverkürzung. Der Muskel vermag durch diese Wiederverkürzung den unbelasteten Schreiber (Reibung) also nicht zu heben. Folgendes sind die gefundenen Daten:

Erster Elevationswinkel nach erstem Fall = 11° .

Mittlerer Elevationswinkel von $9^h 10 - 11^h 42 = 9.9^{\circ}$.

Fallhöhe nach Pause (kein freier Fall, sondern nur steileres Stück als der Rest der Dehnung).

Länge der Pause	Ordinatenverkürzung des ersten steileren Kurven- teiles
29'	3 mm
29'	4 mm
10'	1.6 mm
28'	0 mm
10'	2.7 mm
28'	2.6 mm
10'	4 mm

Nach Entlastung wieder mit 11.1 gr belastet.

30'	5 mm (erste Pause)
10'	0 mm
20'	0 mm

Die Kurve passiver Dehnung des ruhenden Muskels kann also vollkommen frei sein von spontanen Erschlaffungserscheinungen. Die Tonuskurve hat also nichts mit einer Decrescente im üblichen Sinne zu schaffen.

2. VERSUCHE MIT HÖHERER BELASTUNG. Es tritt „freier Fall“ nach Pausen auf; aber die Höhe des freien Falles ist der Zeitdauer der Pause nicht proportional, es zeigt sich in dieser Fallhöhe eine besondere Eigenschaft dieser Tonusmuskeln: der „Schneepflugeffekt“.

Auch bei höherer Last (25.9 gr) verfüge ich über eine grosse Zahl von Wahrnehmungen, bei denen stets zwischen langen und

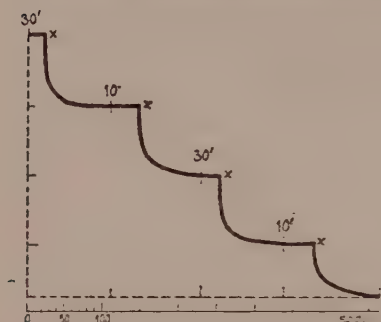


Fig. 1. *Metridium* Ring No. 2. vom 11. Sept. Direkt nach Präparation, die um 10^h 15 stattfand. Auf den Apparat um 10^h 20. Kurvenaufnahme um 10^h 50, Temp. 19° C., konstante Last von 7 gr (effektiv 25.9 gr, da die Last mit Hebelübertragung $3.7 \times$ angreift). Das wiedergegebene Stück der Kurve wurde von 11^h 51 bis 12^h 44 aufgenommen; das Kymographion läuft zwischen zwei Pausen je eine Minute.

30' Pause „Fall“	16.5 mm	10' Pause „Fall“	13.4 mm
Elevationswinkel	18.8°	Elevation	17.5°
Total	18.5 mm	Total	18 mm
30' Pause „Fall“	12.4 mm	10' Pause „Fall“	7.2 mm
Elevation	13.5°	Elevation	16°
Total	18.1 mm	Total	13.9 mm

kurzen Pausen, absichtlich ohne festes Regelmass, abgewechselt wurde. Fig. 1 gibt eins der vielen Beispiele: Versuch vom 11. September, Ring No. 2, Präparation um 10^h 15, erste Aufnahme um 10^h 52, Temp. 19° C.

Pausenlänge	Freier Fall	Elevationswinkel der auf den Fall folgenden Dehnungsstrecke	Totalfall
10'	18.5 mm	24.5°	26.0 mm
30'	16.5 mm	8.8°	18.5 mm
10'	13.4 mm	17.5°	18.0 mm
30'	12.4 mm	13.5°	18.1 mm
10'	7.2 mm	16.0°	13.9 mm
Im Mittel ¹⁾			
10'	13.03 mm	19.3°	19.3 mm
30'	14.4 mm	11.15°	18.3 mm

¹⁾ Durchschnittswerte haben hier natürlich nur eine Bedeutung zur groben Vergleichung; es besteht keine Proportionalität zwischen Pausenzeit und folgender Dehnung.

Versuch vom 7. Sept. 10' Pause. Mittel von 5 Wahrnehmungen, Fall: 3.98 mm.

Pausen von je 30'; Mittel von 3 Wahrnehmungen, Fall: 4.3 mm.

Versuch vom 5. September; 5 gr. Ring 2, 20° C;
Abwechselnd 15' und 30' Pause.

	15'	30'
Fall:	5.1 mm	5.1 mm
Fall:	3.1 mm	1.7 mm

Darauf Pause von 2 Stunden 19': Fall 3,0 mm.

Gleiches Präparat, abwechselnd 10' und 30' pausiert.

	10'	30'
Fall:	5.5 mm	5.0 mm
„	2.5 mm	3.0 mm
„	4.5 mm	6.6 mm
„	4.5 mm	5.0 mm
	$17.0 : 4 = 4.35 \text{ mm}$	$19.6 : 4 = 4.9 \text{ mm}$

Wenn man die Zahlen dieser und ähnlicher Protokolle vergleicht, dann ist es nicht möglich Proportionalität zwischen Pausezeit und Fallhöhe festzustellen. Andere Faktoren beeinflussen diese Fallhöhe. Sie schwankt, und ist auch abhängig vom Grade der Dehnung, die vorher stattgefunden hat, daher finden wir in vielen Fällen eine stetige Abnahme der Dehnbarkeit im Laufe der Versuche, zumal nach anfänglich grossem Dehnungseffekt. Auch ergaben sich zuweilen rhythmische Schwankungen der Dehnbarkeit: auf grosse Dehnung erfolgte, auch wohl nach längerer Pause, geringere Dehnung, der nach kürzerer Pause wieder ausgiebige Dehnung folgen kann. z.B

Versuch vom 8. Sept. Ring 2, 25.9 gr, 19° C.

10'	4.2 mm
	4.2 mm
30'	0.7 mm
10'	8.8 mm (!)

Wir erhalten den Eindruck, als ob der „freie Fall“ nach Pause die Folge ist von einer Zustandsveränderung des Muskels, welche die passive Dehnung selbst hervorruft. Offenbar erzeugt die

passive Dehnung im Muskel Widerstand, der während der unbelasteten Pause wieder langsam verschwindet. Diese Erschlaffung hat Zeit nötig, zuweilen mehr als 10', doch ist 10' ziemlich die Grenze. (Stets 15' als kleine Pause zu wählen, wäre vielleicht besser gewesen). Von einem kontinuierlichen Erschlaffungsprozess im Muskel, der mit irgendwie konstanter Geschwindigkeit wie bei einer Tetanusdecescente stattfände, ist keine Spur wahrzunehmen, umsoweniger, als Erschlaffung während der Pause ja völlig fehlen kann.

Typisch für die Tatsache, dass die Erschlaffung an eine bestimmte Zeit gebunden ist, ist folgender Versuch vom 18. September (Ring 2, 25.9 gr, nach Blankodehnung; lange nach Präparation, die am 16. Sept. stattfand).

Nach 5' Pause Fall:	5.2 mm;	nach 30' Pause Fall:	22 mm,
	9.9 mm		23 mm.

Die Erschlaffung nach Widerstandserhöhung war also nach 5' Pause noch nicht beendet. Daher erhalten wir in diesem Versuch deutlichen Unterschied in der Fallhöhe nach Pausen verschiedener Dauer.

Wenn man lange Zeit nacheinander ein und dasselbe Präparat zu Versuchen benutzt, kann man zuweilen feststellen, dass der mittlere Elevationswinkel der zahlreichen Dehnungsstrecken im Laufe der Stunden oder Tage etwas zunimmt. Die Messungen sind grob und geben nur eine ungefähre Vorstellung von diesem Tatbestand.

6. September. Ringpräparat um 11^h40 hergestellt. Versuch von 13^h59–16^h48 (9 Versuche: 5 mit 18.5 gr. Last, 4 mit 14.8 gr). Mittlerer Elevationswinkel: 15°. Am folgenden Tag Versuche mit einer Last von 25.9 gr (Vergleichung war nicht beabsichtigt!) 9^h54–11^h41. Winkel von 16°; von 13^h46 bis 14^h30 Winkel von 18.5°. Die beiden letzten Zahlen sind vergleichbar.

In einem andern Falle ergab sich mehr Unterschied. Präparation um 10^h30, Versuche fangen an um 13^h22, mittlerer Elevationswinkel 12°. Am nächsten Tage 20°. Am Tage der Präparation ist bei Aktinien wohl immer noch ein Rest der „Operationskontraktur“ vorhanden.

Es findet also wahrscheinlich mit der Zeit eine gewisse Veränderung des plastischen Widerstandes im Muskel statt. Ob diese auf einem natürlichen Erschlaffungsprozess beruht, oder



Fig. 1a.



Fig. 1b.

Fig. 1a. *Metridium dianthus* an der Aquariumwand festsitzend: das Wasser wurde entfernt („Ebbe“). Dehnung von kurzer Dauer. b. Das Aquarium wurde vorsichtig wieder mit Wasser gefüllt („Flut“). Das Tier nimmt unmittelbar die abgebildete Gestalt an (aufgenommen durch VAN DOBBEN).



Fig. 2a.



Fig. 2b.



Fig. 2c.

Fig. 2a. *Metridium dianthus* auf Miesmuscheln festsitzend, etwa 5 Stunden lang aufgehängt; extreme Dehnung. b. Das Tier kommt auf einen Augenblick in Seewasser (aus der Figur ersieht man, wie das geschieht). c. Das ganze Präparat wurde eine Zeitlang in Seewasser gelegt; nicht ganz vollkommene Wiederverkürzung (Aufnahme VAN DOBBEN).

H. J. JORDAN. Die Muskulatur der Aktinie *Metridium dianthus*, ihr Tonus und ihre Kontraktion.

auf einer postmortalen Veränderung kann ich natürlich nicht angeben. Ausser diesem Resultat ist mir nur eine Form der Erschlaffung des plastischen Tonus bekannt: durch Aufenthalt von einer Nacht einer intakten *Aplysia* im Eisschrank bei etwa 6° C. Über die Wirkung von Magnesiumsulfat werden wir noch zu sprechen haben.

Wenn es also überhaupt eine spontane Erschlaffung des plastischen Tonus gibt, so findet sie viel zu langsam statt, als dass sie bei der Dehnungskurve eine Rolle spielen könnte. Unter keiner Bedingung hat daher diese Tonuskurve irgend etwas mit spontaner Erschlaffung zu schaffen.

Gewiss ist aber auch die Last kein Reflexreiz für einen Erschlaffungsprozess, denn die Dehnung erhöht ja gerade den Widerstand, die Dehnungsreaktion ist unmittelbare Folge des Zuges der Last. Der Muskel ist ein plastischer Körper.

DER „SCHNEEPFLUGEFFEKT“ UND SEIN „ABFLUSS“.

Wenn ein Schneepflug durch den Schnee getrieben wird, so überwindet er nicht nur den Reibungswiderstand der Schneekristalle, sondern er häuft diese auch vor sich auf, und erhöht dadurch den Widerstand. Wir wollen daher unter Benützung dieses Bildes, die Erscheinung, die wir nun systematisch untersuchen werden „Schneepflugeffekt“ nennen. Wenn die Schneekristalle hinreichend leicht beweglich wären, sodass die aufgehäuften Teilchen wieder zum allgemeinen Niveau zurückfliessen könnten, so würde bei zeitweiligem Stillstande des Schneepfluges der Widerstand wieder normal werden, das Gleichgewicht wäre somit durch dieses „Abfliessen“ wieder hergestellt.

Diesem Bild entspricht bis zu einem gewissen Grad das Verhalten des Aktinienmuskels, der plastischen aber praktisch nicht kontraktilen Holothuriencutis, sowie von nicht organisierten plastischen Stoffen¹⁾. In allen entsteht durch Formveränderung Widerstandserhöhung („Schneepflugeffekt“), die wahrscheinlich in erster Linie auf einer Teilchenverlagerung beruht. In einer darauf folgenden Pause aber ordnen die Teilchen sich auf normale Weise, der Widerstand wird wieder normal und wenn man nun das Gewicht wieder einwirken lässt, so fällt der Schrei-

¹⁾ Hierauf hoffen wir andernorts eingehen zu können.

ber ungefähr so tief, wie er in der vorigen Dehnungsperiode in stetiger Dehnungskurve gesunken wäre, wenn keine Widerstandserhöhung eingetreten wäre. Um diesen Prozess von gewöhnlicher Muskeler schlaffung zu unterscheiden, wollen wir von „Abfluss“ reden.

Unser Bild vom Schneepflug beschreibt nur einen Teil des Geschehens in einem colloidalen plastischen Stoff, dessen Form passiv verändert wird. Wir übertragen die Kraft (das Gewicht) auf ein Ende des Muskels, entsprechend seiner biologischen Funktionsweise. Die Wirkung des Zuges pflanzt sich von Teilchen zu Teilchen fort, unter Vermittlung der intermizellaren Flüssigkeit, deren hohe Viskosität bei den plastischen (tonischen) Erscheinungen eine grosse Rolle spielt. Der Zug verändert die Form der Bestandteile entsprechend ihrem Vermögen sich umformen zu lassen. Die elastischen Mizellen geben zunächst mit geringem, durch die wachsende Spannung schnell zunehmenden Widerstand nach. Wenn dieser dem viskösen Widerstand der flüssigen Phase gleich geworden ist, ist die Elastizitätsgrenze erreicht und nun tritt der Fliessvorgang, durch den wir die Plastizität messen, auf. Bei jeder Änderung des Widerstandes der flüssigen Phase muss die elastische Spannung der Mizellen sich ihm angleichen.

Diese elastische Spannung hat auf die Dehnungsreaktion, die rein auf Fluidität beruht, keinen Einfluss. Umgekehrt vermag nur sie, bei Entlastung, (geringe) Wiederverkürzung zu erzeugen; denn nur die elastische Spannung ist reversibel, die Plastizität aber rein irreversibel. Die Wiederverkürzung ist nach dem Gesagten der elastischen Spannung, daher aber auch dem plastischen Widerstande proportional. Wenn wir die beiden Enden des Muskels fixieren (unseren Tonusapparat „bremsen“), dann gleicht sich innerhalb einiger Zeit die Spannung gegen die Plastizität aus: der gebremste Muskel entspannt sich selbst.¹⁾

DIE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DES „SCHNEEPFLUGEFFEKTES“.

Eine Aktinie sitzt an der Seitenwand eines Aquariums. Nun lassen wir das Seewasser weglaufen. Dann fängt durch die Last des Mageninhaltes das Tier an sich zu dehnen: es tritt eine typische Dehnungsreaktion auf, wie wir sie auf unserem „Tonusapparat“ aufzunehmen pflegen. Stundenlang geht diese Dehnung weiter, das Tier wird länger und länger. Noch besser geht der

¹⁾ In der Plastizitätslehre nennt man diese Erscheinung „Relaxation“.

Versuch, wenn man einige Exemplare benutzt, die auf loser Unterlage festsitzen, z.B. auf einem Büschel Muscheln, das Büschel mit einem Stück Bindfaden an einem Haken aufhängt und das Ganze etwa einen halben Tag hängen lässt. Sobald man nun äusserst vorsichtig das gedehnte Tier in Seewasser bringt, ohne dabei eine Reizung zu verursachen, zieht es sich unmittelbar auf seine normale Länge zusammen (Pl. I, Fig. 1). Das gelingt auch nach übermässiger Dehnung, (Pl. I, Fig. 2), obwohl die Tiere bei diesem Versuche etwas gedehnt geblieben sind.

Dieser Versuch zeigt sehr deutlich die Beziehung zwischen der Organisation der Aktinie und den Eigenschaften ihrer Muskeln als Mittel um einem Hohlraum mit wechselndem Inhalte Turgor zu verleihen. Der Tonus der Wirbeltiermuskeln soll auch durch die Viskosität ruhender Fasern erzeugt werden, allein beim Gewicht der zu tragenden Gliedmassen ist Viskosität unzulänglich; neben ihr tritt Tetanus (elastische Spannung) einzelner Muskelfasern auf; sie haben nur soweit Arbeit zu leisten, dass das Gewicht die Plastizität nicht überwindet (SHERRINGTON und seine Schule). Beim Wassertier ist das anders. Das Gewicht der Gewebe und des flüssigen Inhaltes des Gastralraumes übt (kaum) einen Zug auf die Muskeln aus, da das umgebende Wasser jenes Gewicht fast kompensiert. Nur bei Bewegung, Wasser- oder Nahrungsaufnahme tritt Überbelastung, dann aber notwendiges Nachgeben auf, dessen Exzess durch den Schneepflugeffekt hinlänglich verhindert wird. Ganz anders liegen die Dinge wenn man – wie beschrieben – die Kompensation durch das umgebende Wasser beseitigt (Ebbe). Dann, nach langer Dehnung tritt die Notwendigkeit der Wiederverkürzung auf, sobald das Wasser (etwa bei Flut) zurückkommt. Dem komplexen Geschehen des durch Schneepflugeffekt gesteigerten Widerstandes und der durch die Spannung ermöglichten Wiederverkürzung wenden wir uns nun zu.

ANALYSE DES „SCHNEEPFLUGEFFEKTES“ UND DES „ABFLUSSES“ BEI DER PASSIVEN DEHNUNG.

I. DEHNUNGSKURVE MIT PAUSEN KONSTANTER DAUER UND MIT WECHSELNDER LAST.

Die Pausen betragen konstant 10', die Last abwechselnd 18.5 gr und 37 gr (auf der Figur bezeichnet als 5 gr und 10 gr, siehe Fig. 2). Sobald man das grössere Gewicht durch das kleinere ersetzt, tritt zunächst überhaupt kein Fall und keine

Dehnung auf, was ohne vorherige Dehnung mit 37 gr wohl der Fall gewesen sein würde. Der Widerstand hat also durch die schnellere Dehnung zugenommen. Nach erneuerter Pause unter

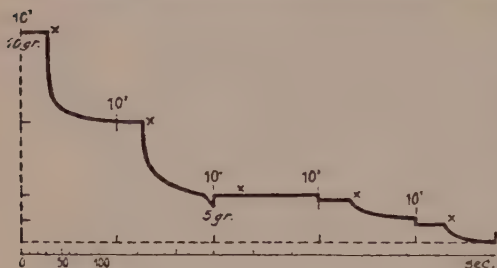


Fig. 2. *Metridium*, Ring No. 1 vom 9. Sept. Präpariert am 7. Sept. 16h 30; auf den Apparat 8. Sept. 16h 30. Kurvenaufnahme am 9. Sept. 12h 11, Temp. 21° C. Pausen je 10'. Gewicht 5 und 10 gr, d.h. in Wirklichkeit 18.5 und 37 gr.

Bremse von 10' tritt nach Öffnung der Bremse ein leichter Fall auf, gefolgt durch Dehnung. Nach weiteren 10' Pause tritt weitere Vergrößerung des Falles auf. Der Widerstand, der durch vorübergehende Dehnung durch 37 gr erzeugt wurde, verschwindet daher wieder, sobald die Last auf die Hälfte der ursprünglichen vermindert worden

den ist. Jedem Grad der Belastung entspricht daher ein bestimmter Grad dieses „Schneepflugeffektes“; bei Gewichtsverminderung muss erst soviel „Abfluss“ erfolgen, dass ein neues Gleichgewicht zwischen Widerstand und Last aufgetreten ist.

Protokoll des Versuchs, dem Fig. 2 entspricht

Gewicht	Freier Fall	Elevationswinkel der letzten Dehnungsstrecke (alles je nach Pause von 10 Minuten)
18.5 gr	4.5 mm 4.0 mm 4.0 mm	6.1° 3° 7°
37 gr	28.7 mm 16.2 mm 13.1 mm	36° 37° 24°
18.5 gr	1 mm 2.9 mm 5.1 mm	3° 13.5° 14.1°
37 gr	18.6 mm 11.3 mm	15.7° 26.5°
18.5 gr	0 mm 2.0 mm 3.0 mm	0° 10° 6.5°

abgebildeter Teil

In einem anderen Versuche ergaben sich die folgenden Zahlen, was die Fallhöhe und die Totaldehnung pro Minute betrifft.

Gewicht	Fall	Totaldehnung pro Minute
37.0 gr	12.4 mm 7.1 mm	20 mm 11.6 mm (Zunehmender Widerstand durch die 10(37) gr, bis dahin war mit 7(25.9) gr gedehnt worden).
18.5 gr	0.0 mm 0.0 mm	0.0 mm Horizontale Linie 0.0 mm Horizontale Linie
37.0 gr	8.5 mm	16.1 mm Verglichen mit der letzten 37 gr-Kurve, wieder Zunahme der Dehnung.
25.9 gr	1.5 mm 3 mm	3.4 mm 7 mm

Man beachte den zunehmenden Schneepflugeffekt (abnehmende Fallhöhe) bei wiederholter gleichartiger hoher Belastung und den langsamen Abfluss (zunehmende Fallhöhe) bei wiederholter niederer Belastung, die auf hohe Belastung folgt.

2. DIE WIEDERVERKÜRZUNG. Wenn man nach langer Dehnung jegliches Gewicht vom Schreiber abnimmt, dann tritt nur eine ganz geringfügige Wiederverkürzung auf, meist von ungefähr 1 mm Ordinatenlänge. Es muss aber, nach dem oben gesagten, Spannung im Gleichgewicht mit dem plastischen Widerstande entstanden sein; daher ist diese Spannung nicht imstande den Reibungswiderstand des Schreibers und zugleich den (nicht polarisierten) plastischen Widerstand des Muskels zu überwinden. Ersteren können wir beseitigen. Das geschieht dadurch, dass wir den Faden, der vom Objekt zum Schreiber führt, direkt beim Objekt packen und damit den Ordinaten-schreiber in die Höhe ziehen.

Dies geschieht langsam, sodass wir mit der Pinzette das Objekt nicht berühren. Dieses nämlich zieht sich vor dem sich ihm nähernden Faden zurück, es schrumpft langsam. Wir lassen ihm dazu etwa $\frac{1}{2}$ Minute Zeit. Sodann lassen wir den Schreiber

wieder langsam sinken, bis der Muskel diesem Sinken Widerstand zu bieten und die Kurve sich von der Ordinate zu entfernen beginnt. Dann lassen wir den Faden los und nehmen ein Stück oberhalb der Abszisse, die der Schreiber vor diesem „Ineinanderschieben“ erreicht hatte, eine typische tonische Dehnungskurve auf. Der Muskel kann in diesem Zustande wieder einer recht grossen Last sehr bedeutenden Widerstand bieten, sodass die Dehnung zuweilen, zumal bei niederen Temperaturen äusserst langsam, mit sehr kleinem Elevationswinkel vor sich geht. Durch die vorhergehende Dehnung ist also neben dem erhöhten plastischen Widerstand auch Spannung entstanden, die als solche geringfügig ist. Wenn es ihr aber gelingt, bei Abwesenheit von jeglichem äusseren Widerstand, den Muskel zu verkürzen (zusammenzudrücken), dann bietet der Muskel bei der neuen geringeren Länge einen Widerstand, der in gar keinem Verhältnis zur Kraft der Verkürzung steht. Ein Ring von *Metridium dianthus*, der nach längerer Dehnung vollkommen entlastet wird, verkürzt sich gegen den Widerstand des Schreibers derartig, dass der Schreiber (bei einer 3.7 maligen Vergrösserung der Bewegung) um 1 mm gehoben wird. Ein solcher Muskel kann, wenn man jegliche Reibung ausschaltet, wie wir das beschrieben haben, sich so sehr verkürzen, dass der Schreiber z.B. um 123 mm gehoben wird ¹⁾. Dies ist allerdings eine besonders grosse Wiederverkürzung. Nehmen wir einen anderen Fall: bei einem Ringe trat Wiederverkürzung auf, durch welche der Schreiber um 30.2 mm gehoben wurde, um bei dieser Verkürzung durch ein Gewicht von 37 gr nur mit einem Elevationswinkel von 12° gedehnt zu werden (Temp. 2°). Die Tragkraft kann hier unmöglich identisch sein mit der Spannung, welche die Wiederverkürzung bei total fehlendem Widerstande zuwege gebracht hat. (Die Gestalt dieser Kurven sieht man auf Fig. 3).

Die Spannung ist der Länge proportional. Der Muskel konnte bei seiner gedehnten Ausgangslänge, vor der Wiederverkürzung, den Widerstand des Schreibers nicht überwinden, aber nach sehr nennenswerter Verkürzung bietet er einer recht hohen Last sehr erheblichen plastischen Widerstand, obwohl die Spannung durch die Verkürzung verbraucht sein

¹⁾ Die Länge, die der Ring im Anfang der Dehnung hatte, wird bei diesen Versuchen allerdings niemals wieder erreicht.

müsste. Es ist daher wohl ausgeschlossen, dass das Gewicht durch dieselbe Kraft getragen wird, die die Wiederverkürzung zuwegegebracht hat. Es handelt sich offenbar um eine Erscheinung, durch welche als Folge einer Kontraktion neuerdings visköser Widerstand auf höherem Niveau entsteht.

Dass in der Tat das Gewicht nicht durch Spannung, sondern durch Plastizität getragen wird, ergibt sich aus der irreversibeln Dehnbarkeit des Muskels in diesem Zustande und weiterhin durch den Temperatureinfluss auf diese Dehnung. Wir messen die Wiederverkürzung des gleichen Ringes, in je aufeinander folgenden Versuchen; wir dehnen vor jedem Versuch jeweilig mit der gleichen hohen Last von 37 gr um ungefähr das gleiche Stück, nehmen sodann alle Belastung weg und heben jeden Widerstand auf (Aufziehen des Schreibers); hierauf belasten wir mit 18.5 gr und lassen den Faden, der den Muskel mit dem Schreiber verbindet, vorsichtig los. Als Wiederverkürzungshöhe messen wir die Höhe des Punktes über der bei vorhergehender Dehnung erreichten Abszisse, an dem der Schreiber auf dem sich langsam drehenden Zylinder die Ordinate verlässt.

Temperatur	Wiederverkürzungshöhe
19.5° C	35 mm
2° C	30.2 mm
2° C	43 mm
19° C	28.6 mm
Anderer Versuch	
21.5° C	66 mm
21.5° C	54 mm
5.5° C	61.2 mm
5.5° C	61.2 mm
5.5° C	55.3 mm
5.5° C	68 mm

Man beachte, dass an sich bei Wiederholung des Versuches die Neigung besteht, abnehmende Verkürzungshöhe zu erreichen, da Schneepflugeffekt und somit Spannung durch die Vordehnung vor jedem Einzelversuch geringer sind, als durch die lange Dehnung ganz zu Anfang des Versuches, ohne eingeschaltete Wiederverkürzung. Die graduelle Zunahme der Ordinaten (Verkürzungshöhe) bei Einführung niederer Tempe-

raturen beruht auf der graduellen Temperaturabnahme im Muskel durch langsame Abkühlung des Objektes. Wir erklären die grössere Wiederverkürzung bei niedriger Temperatur durch erhöhten plastischen Widerstand. Bei der Vor-

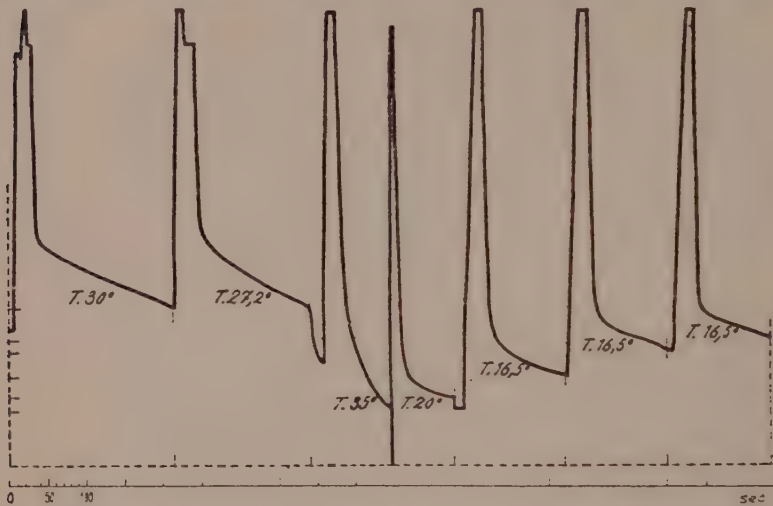


Fig. 3. *Metridium dianthus* Ring No. 2, präpariert am 12. Sept. Aufnahme am 14. Sept. Abhängigkeit der Wiederverkürzung bei Totalentlastung und Aufziehen des Ordinatenschreibers (siehe Text) von der Temperatur. Zwischen den einzelnen Versuchen wurde in diesem Falle keine Vordehnung angewendet, ausser vor dem Versuche bei 20° C. Wesentlich ist der Versuch bei 35° C, der hauptsächlich mit den darauf folgenden Versuchen bei 16,5° C verglichen werden muss. Bei 35° C beinahe kein Widerstand bei geringerer Länge und steiler Fall (grosser Elevationswinkel). Bei 16,5° C ist die Dehnungskurve (Elevation) sehr wenig steil, die Temperatur des eigentlichen Muskels nimmt natürlich im Laufe des Versuches ab, während offenbar der Schneeflugeffekt durch wiederholte Wiederverkürzung langsam abnimmt: daher wird die „Auffanghöhe“ oberhalb des Ausgangspunktes geringer, aber die Kurven kommen stets höher zu liegen. Die geringe Steilheit zu Anfang der Kurve bei 30° C kommt dadurch, dass das Präparat die hohe Temperatur noch nicht angenommen hatte, ausserdem war noch viel Schneeflugeffekt von der ersten Dehnung vorhanden (Grosse Auffanghöhe). Last konstant 7 gr (effektiv 25,9 gr).

dehnung erzeugt dann dieser gesteigerte plastische Widerstand bei niedriger Temperatur höhere Spannung, wie wir hörten. Umgekehrt erzeugt die durch diese höhere Spannung verursachte Verkürzung den erhöhten plastischen Widerstand bei geringerer Länge. Dass neben der Spannung, die unmittelbar durch die

Dehnung fester Bestandteile (der Mizellen) auftritt, auch noch aktive Kontraktion erzeugt wird, ist wenig wahrscheinlich, denn dann wäre die durch sie erzeugte Spannung bei 19° C höher als bei 2° C. Die Proportionalität zwischen Spannung und plastischem Widerstand, durch welche der Muskel ausserstande ist mehr als diesen plastischen Widerstand zu überwinden, berechtigt uns mit Wahrscheinlichkeit – wie beim nicht aktiv kontraktile Modell – physikalische Spannung als die einzige Ursache der Wiederverkürzung bei unseren Versuchen anzunehmen.

Die Temperaturabhängigkeit der auf Wiederverkürzung folgenden plastischen Dehnung ergibt sich aus dem Elevationswinkel bei verschiedenen Temperaturen. Die Steilheit (der Winkel) nimmt mit der Temperatur zu (Viskosität. Siehe Fig. 3). Das folgende Beispiel bezieht sich auf Messungen an einem einzigen Ringpräparate, in aufeinander folgenden Versuchen mit verschiedenen Temperaturen und gleicher Last.

Temperatur in Grad C	Elevationswinkel in Winkelgraden
19.5°	25°
2°	12°
2°	17.5°
19.0°	43°
19.0°	56°
	(Mittelwert; der grösste Winkel zu Anfang der Dehnungskurve betrug 73.8° , der Winkel der letzt gemessenen Strecke 44°).

3. ERSCHLAFUNG („ABFLUSS“) WÄHREND DER DEHNUNG NACH WIEDERVERKÜRZUNG. Wenn man kurz nach Beginn der Dehnungskurve, die bei belastetem Ringpräparat nach Wiederverkürzung auftritt, die Bremse schliesst und auf diese Weise den Muskel eine Zeitlang dem Einflusse des Gewichtes entzieht, dann erschlafft der Muskel bis zu einem gewissen Grade. Diese Erschlaffung gibt sich auch hier dadurch zu erkennen, dass nach Öffnung der Bremse ein Stück senkrechten oder „freien“ Falles eintritt, ehe der Muskel aufs Neue Widerstand bietet. Niemals wird die Dehnungskurve nach Bremsung und Pause kontinuierlich fortgesetzt. Diese Fallhöhe ist zunächst nicht deutlich abhängig von der Temperatur.

Temperatur	Retractorpräparat	
	Höhe der Wieder- verkürzung	Senkrechter Fall nach 10' Pause
21.5° C	66 mm	16 mm
	54 mm	17.5 mm
5.5° C	61.2 mm	17.5 mm
	61.2 mm	18 mm
	55.3 mm	18 mm Pause 1 h 48'
	68 mm	23 mm

In einem anderen Falle war nach Untersuchung bei 12° C und darauf folgender Wiedererwärmung eine grössere Fallstrecke je nach Pause von 5 Minuten deutlich.

Metridiumring 19° C: 11 mm Fall; 12°: 7 mm, 6 mm; 26°: 13.2 mm; 23°: 10 mm.

Man kann aus diesen Versuchen mit einiger Wahrscheinlich-

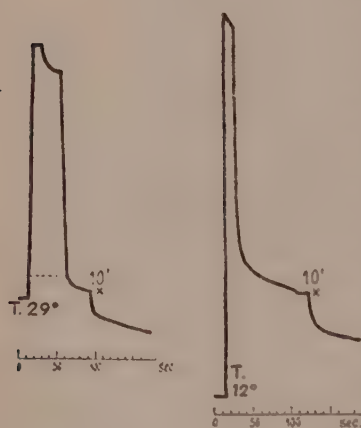


Fig. 4. *Metridium dianthus*, Mauerblatt-ring No. 2, Versuch vom 15. September. Präpariert um 11 Uhr; um 16½ Uhr auf den Apparat. Last 25,9 (7) gr, Verkürzung durch Totalentlastung und Aufziehen des Schreibers bei verschiedenen Temperaturen. Während der Aufnahme der Dehnungskurve wird eine Pause von je 10 Minuten gemacht, dann bei x die Bremse geöffnet. Bei 29° C beginnt die tonische Dehnungskurve (punktirte horizontale Linie) tiefer oberhalb des Punktes, von dem aus das Präparat sich wiederverkürzte, als bei 12° C. Während in diesem letzten Fall in den 10 Minuten Pause durch Spontanerschaffung (Abfluss) die Abszisse nicht erreicht wurde, ist das bei 29° wohl der Fall. Die Ausgangspunkte beider Kurven liegen im Original auf gleicher Höhe (gleiche Länge des Präparates). Die Vordehnung ist in beiden Fällen dieselbe.

keit schliessen, dass die Gesamterschlaffungsstrecke, wie bei den einfachen Dehnungskurven, nicht bestimmten Bedingungen der Erschlaffung, sondern dem Grade des vorab erzeugten Schnee-

pflugeffektes entspricht. Um den Einfluss der Erschlaffungsbedingungen festzustellen, muss die Pause so kurz gewählt werden, dass der Prozess noch nicht beendet ist. Der „Abfluss“ geschieht aber offenbar bei höherer Temperatur schneller als bei niederer (Fig. 4). Um diese Meinung einwandfrei zu beweisen, werden noch weitere Versuche mit variierte Pausezeit bei verschiedenen Temperaturen angestellt werden müssen.

Die Versuche mit Wiederverkürzung haben für das Verständnis des Geschehens im plastischen, glatten Muskel sehr grosse Bedeutung. Sie zeigen, dass durch Zusammenziehung auf Grund einer elastischen Spannung, plastischer oder visköser Widerstand auf höherem Niveau (bei geringerer Länge) erzeugt werden kann. Nach dieser Erscheinung haben wir stets gesucht und die Erscheinung ist auch darum so wichtig, weil – wie wir im folgenden Abschnitte zeigen werden – auch die durch Zuckung oder Tetanus nach Reiz entstehende Spannung diesen Effekt hat.

Ausserdem ist das Ergebnis dadurch bedeutungsvoll, dass sich beide Erscheinungen, Plastizität und Elastizität, stets deutlich von einander unterscheiden lassen. Beide zeigen nach Dehnung gestörtes Gleichgewicht und Wiederherstellung dieser Störung, unabhängig von einander: Die Spannung gleicht sich aus durch Wiederverkürzung, der durch die Dehnung gesteigerte plastische Widerstand („Schneepflugeffekt“) durch Abflusserscheinungen, die durch ihre allgemeinen Merkmale charakterisiert sind (z.B. Unabhängigkeit der Fallhöhe nach Pause von der Wiederverkürzungshöhe, sowie von der Zeit der Pause, wenn diese nicht zu kurz war; nur in ganz seltenen Fällen und nur bei sehr geringer Verkürzungshöhe tritt Totalerschaffung auf. Hierdurch kann man den steilen Fall nach Pausen stets gut von einer gewöhnlichen Decrescente unterscheiden, wie sie entstehen müsste, wenn das Gewicht durch spontan erschlaffende kontraktile Elemente getragen werden würde. Wie der Schneepflugeffekt während der passiven Dehnung auch die Spannung der festen Elemente durch die Dehnung erhöht, so führt die Wiederverkürzung durch Ausgleich dieser Spannung bei Entlastung zu gesteigertem plastischen Widerstand auf höherem Niveau.

Die Cutis der Holothurien kann man durch den Druck der Finger (der keine Kontraktion zu erzeugen vermag!) ineinanderschieben; worauf auch bei diesem muskelähnlichen Gewebe plastischer Widerstand auf höherem Niveau entsteht. Bei

Metridium muss eine ähnliche Umlagerung der Teilchen, jedoch verursacht durch die Wiederverkürzung der gedehnten Mizellen, stattfinden. Diese Wechselwirkung zwischen Plastizität und Elastizität ist bei plastischen Muskeln eine Bedingung der Funktion; denn wenn Mizellenverkürzung nicht Erhöhung des plastischen Widerstandes erzeugte, so würde die bei Ebbe plastisch gedehnte Aktinie dauernd lang bleiben müssen; denn der normale Turgor kann durch Spannung nicht unterhalten werden. Wichtiger ist, dass bei diesen stets plastischen Muskeln die Spannung der Mizellen auf das Tier nur durch einen dieser Spannung entsprechenden plastischen Widerstand übertragen werden kann. Die Spannung der Teilchen innerhalb der viskösen Flüssigkeit, mit einem, jener Spannung nicht entsprechenden Widerstande, würde nach aussen wirkungslos verlaufen. Diese Wechselwirkung zwischen Plastizität und Spannung, die auch das nicht lebende Modell (wenigstens zum Teil) zeigt, ist die Bedingung dafür, dass ein solches plastisches Gewebe überhaupt als Muskel arbeiten kann.

Die Tatsache, dass der Muskel stets plastisch bleibt, d.h. die Mizellen nicht zu einheitlich festen Strängen verschmelzen, ist die Hauptbedingung dafür, dass Spannung (Kontraktion) plastischen Widerstand bei geringerer Länge erzeugt. Denn wenn alles fest wird, so reagiert alles durch reversible Formveränderung, nur Flüssigkeit lässt sich irreversibel umlagern. Diese Umlagerung aber ist Hauptbedingung des Aktinienturgors.

Die Frage ist nun: was geschieht bei echter Kontraktion? Bleibt (im Gegensatz zu den Muskeln der Schnecken, oder gar zu den quergestreiften Muskeln) auch hierbei der Muskel ein plastischer Körper und kann dadurch auch bei Kontraktion plastischer Widerstand auf höherem Niveau entstehen? Wir wollen uns dieser Frage zuwenden, die wir mit „ja“ werden beantworten müssen.

II. DIE KONTRAKTILITÄT DER AKTINIENMUSKULATUR.

Die Ringmuskulatur des Mauerblattes und die Längsmuskeln der Septa, also die Retraktoren („Muskelfahnen“), betragen sich gegenüber Reizung verschieden. Die Retraktoren sind die einzigen Muskeln des eigentlichen Aktinienkörpers, die Arbeit zu leisten haben. Ob die Fussblattmuskeln mehr zu leisten imstande sind als die Muskeln des Mauerblattes, weiss ich nicht

(Kriechfunktion). Die Kontraktion der Retraktoren ist wesentlich ausgiebiger als die des Mauerblattes. Erstere haben eine wesentlich niedrigere Reizschwelle und eine viel kürzere Latenz als die Mauerblattmuskeln ¹⁾.

Ich habe nunmehr die Reizbarkeit und die „Zuckung“ dieser Muskeln aufs neue untersucht. Dabei ergaben sich sehr merkwürdige Erscheinungen.

Die Ringmuskulatur des Mauerblattes vermag nur geringes Gewicht zu heben, wenn sie gereizt worden ist. Bei allen Muskeln nimmt die Ausschlagshöhe stark zu mit abnehmender Belastung. Sowohl den Retraktoren als den Ringmuskeln fehlt jene schnelle Erschlaffung nach Reizung, die wir bei Schneckenmuskeln, Froschmuskeln und anderen kennen. Bei Reizung, z.B. eines Retraktors mit Einzelöffnungsschlag fängt nach einiger Latenz eine verhältnismässig langsame Verkürzung an; auf dem Gipfel der aufgezeichneten Kurve verläuft diese eine Zeitlang wagerecht. Doppelschlag (Schluss und Öffnung) hat wesentlich höheren Ausschlag bei gleicher Belastung zur Folge. Immer aber bleibt der Muskel lange in Kontraktion. Die Form der Kurven ist naturgemäss sehr von allen möglichen Umständen abhängig, und daher nicht immer leicht reproduzierbar, allein die Eigenschaften der Kurve, die wir aufzählten, lassen sich leicht feststellen. Mir ist es niemals gelungen eine steile Decrescente zu erlangen.

SPONTANERSCHLAFUNG. Wenn man einen belasteten Muskel sich verkürzen lässt, so wird der Schreiber eine Kurve aufzeichnen, wie wir sie beschrieben haben: Nachdem die Kurve eine Zeitlang wagerecht verlaufen ist, geht sie schliesslich in eine Dehnungskurve über, die sich in nichts von einer tonischen Dehnungskurve unterscheidet. Was geschieht nun, wenn wir auf der Höhe der Kontraktion den Muskel eine Zeitlang durch die Bremse dem Einflusse des Gewichtes (5–8 gr) entziehen? Der spontane Erschlaffungsprozess muss sich, wie wir oben auseinandergesetzt haben, offenbaren, wenn man das Gewicht ausschaltet, und dann nach einiger Zeit die Bremse wieder öffnet und die Höhe des dann auftretenden „freien Falles“ aufzeichnet, d.h. die Methode anwendet, die wir für den Tonus

¹⁾ JORDAN, H. J., 1908. Über reflexarme Tiere II. *Actinoloba* (Metridium) dianthus. Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 8, p. 222.

und den Schneepflugeffekt beschrieben haben, Es kann nach meinen Erfahrungen keinem Zweifel unterliegen, dass nach

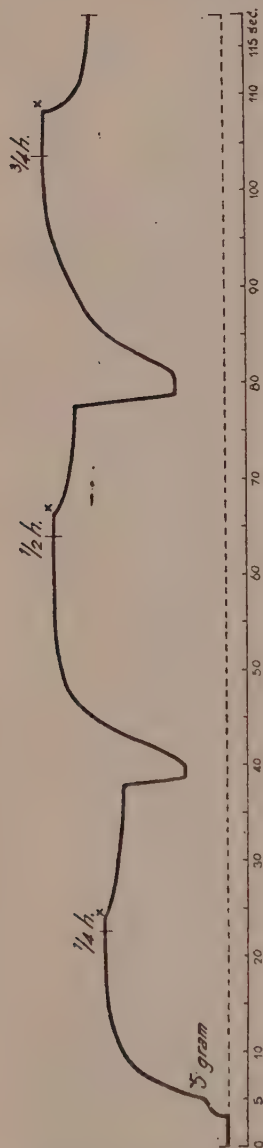


Fig. 5. *Metridium dianthus*, Retractor, Versuch vom 21. September. Grosses Kymographion mit schnellem Gang. Gewöhnlicher isotonischer Schreibzettel. Last als effektives Gewicht angegeben. Drei Kontraktionskurven, bei 5 gr Last. Auf dem Gipfel wird gebremst, und im ersten Falle $\frac{1}{4}$, im zweiten $\frac{1}{2}$ und im dritten Falle $\frac{3}{4}$ Stunden gewartet, dann die Bremse bei unveränderter Last geöffnet. Zunahme der Dehnbarkeit (Ordinatenverkürzung) nach Öffnen der Bremse sowie des Elevationswinkels der Dehnung in Abhängigkeit von der Länge der Pause.

Pause 15'. Bei Kontraktionshöhe von 32.4 mm Totalfall 5 mm auf Absz. 24 mm.

Pause 30'. Bei Kontraktionshöhe von 34.5 mm Totalfall 7 mm auf Absz. 24 mm.

Pause 45'. Bei Kontraktionshöhe von 34.5 mm Totalfall 12.6 mm auf Absz. 24 mm.

Von spontaner Erschlaffung kann hier kaum die Rede sein (kein oder wenig „freier Fall“). Die Zunahme der Dehnbarkeit im Laufe der Zeit der Pausen kann durch „Abfluss“ erklärt werden.

Kontraktion auf Reiz irgendeine äusserst langsame spontane Erschlaffung tritt, die unter günstigen Bedingungen der Zeit der Pause proportional ist. Die Figur 5 zeigt ein gutes Beispiel hierfür. Die Pausen betrugen $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ und $\frac{3}{4}$ Stunden. Der steile Teil der Kurve zeigt die spontane Erschlaffung, die während der Pause stattfand. Erst nach $\frac{3}{4}$ Stunden ist dieser Fall von Bedeutung. Dagegen zeigt sich, mit der Zeit zunehmend, gesteigerte Dehnbarkeit. Nur sie ist messbar, d.h. der Totalfall innerhalb einer gleichen Zeit, in welcher wir nach der Pausen den Muskel dem Zuge des ursprünglichen Gewichtes wieder aussetzen. Gemessen wurde also die Verkleinerung der Ordinate, bezogen auf eine Abszissen-

strecke von 24 mm. Folgende Zahlen ergaben sich:

für $\frac{1}{4}$ h.: 5 mm; für $\frac{1}{2}$ h.: 7 mm; für $\frac{3}{4}$ h.: 12.6 mm. Die Kontraktionshöhe ist in allen drei Fällen nahezu gleich: 32.4 mm, 34.5 mm, 34.5 mm; daher beträgt die Spontanerschaffung mit folgender Dehnung innerhalb $\frac{3}{4}$ Stunden etwa $\frac{1}{3}$ der Kontraktionshöhe (36.5 %). Der „freie Fall“ (das ist die eigentliche Erschlaffung) beträgt nach $\frac{3}{4}$ Stunden 8 mm, also weniger als 25 % der Kontraktionshöhe.

Da die Logarithmen dieser Fall- und Dehnungshöhen 0.7, 0.85, 1.10 sind, so verläuft innerhalb dieses Bereiches die Kurve etwa in Form einer logarithmischen Kurve, das heisst aber, innerhalb der gewählten Zeitabstände nimmt die Erschlaffung in der Zeiteinheit zu.

In einem anderen Falle ergaben sich die folgenden Zahlen: (Ring von *Metridium*; Reizung durch kurzes Faradisieren. Last 8 gr).

Pause	Freier Fall	Totalfall ¹⁾	Elevations- winkel
20'	5.6 mm	13 mm	9°
1 Stunde	11 mm	20 mm	16°

Die Abszisse wird auch nach diesen beiden Versuchen nicht erreicht. (Nur in ganz seltenen Fällen wird nach entsprechender Pause die Abszisse durch freien Fall erreicht).

Es muss auffallen, wie gering die spontane Erschlaffungstendenz ist. Während das Vermögen schneller Erschlaffung, und damit die Bereitschaft für neue Impulse eine Haupteigenschaft der quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere ist (man denke an das Trillern eines Pianisten!) geht diese Eigenschaft den Aktinienmuskeln völlig ab; praktisch kommt als Erschlaffung nur die passive Dehnung in Frage.

Bei dieser Decrescente beträgt der Muskel sich wie ein ruhender Muskel im Tonusversuche. Die passive Dehnung des Aktinienmuskels nach Kontraktion ist genau wie diese Dehnung in Ruhe ein irreversibler Prozess! Wenn man einen Muskel auf der Höhe seiner Kontraktion überlastet, so gibt er bei entsprechend hohem Gewicht in steiler Dehnungskurve nach; wenn man sodann das Übergewicht wegnimmt, so tritt kaum Wiederverkürzung auf (Fig. 6 und 7), genau wie bei

¹⁾ Abszisse von 38 mm einer Zeitdauer von 16 Sek. entsprechend.

den tonischen Ruhekurven. Auch hier fehlt die Proportionalität zwischen Spannung und Länge. Ohne Zusatzlast würde der Muskel auf dem Kymographion noch eine Zeitlang eine wagerechte Linie beschrieben haben. Daher muss hier Mizellenspannung herrschen. Überlastet sinkt die Kurve steil ab. Daher muss auch hier die Mizellenspannung durch entsprechend viskösen intermizellaren Stoff auf den Gesamtmuskel übertragen werden, während dieser Stoff der Last irreversibel nachgibt.

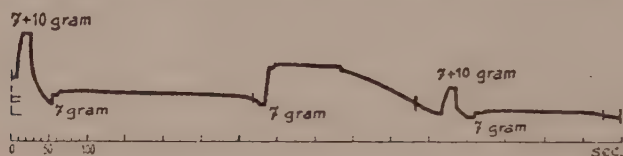


Fig. 6. *Metridium dianthus*, Retractorpräparat. Versuch vom 25. Sept. Langsames Kymographion, Ordinatenschreiber, 7 gr ist effektiv 25.9 gr, 10 gr ist effektiv 37 gr. Gereizt (faradisch) mit Last von 25.9 gr. Auf dem Gipfel der Verkürzung werden als Überlast weitere 37 gr angehängt: steile irreversible Dehnungskurve. Unten wird das Übergewicht von 37 gr entfernt: Wiederverkürzung wird aufgenommen. Die kleine senkrechte Zacke entspricht, während Bremsung, der Wiederverkürzung der Fäden. Die zweite Zacke ist die Wiederverkürzung des Muskels. Länge der Abszisse der Kontraktion 5 mm, Höhe der Kontraktion 13 mm, Höhe der echten Wiederverkürzung 1.3 mm. Darauf folgt zur Vergleichung eine Kontraktionskurve ohne Überlast: Länge der Abszisse 41.4 mm, Höhe der Verkürzung 10.8 mm. Hierauf wird der Überlastungsversuch wiederholt: Länge der Abszisse 5.1 mm, Ausschlagshöhe 7.5 mm, Wiederverkürzung nach Entfernung der Überlast 0.6 mm.

Es ergibt sich folgende Beziehung: Der Muskel trägt auf der Höhe der Kontraktion die Last die er gehoben hat, nicht mehr. Man kan die Zeit, während welcher der Muskel eine wagerechte Kurve beschreibt dadurch verlängern, dass man den Widerstand gegen den er arbeitet, erhöht.

Hierzu reizen wir den Muskel (ohne Laständerung) mit geschlossener Bremse (Fig. 8). Er zieht sich dann, wenn man die Bremse öffnet, um eine Geringes zusammen, bleibt aber wesentlich länger auf diesem Niveau, als der gleiche Muskel bei gleicher Last, aber ohne Bremsung und liefert eine viel weniger steile, auf den wagerechten Teil folgende Dehnungskurve. Der (plastische) Widerstand, den ein Muskel der Dehnung bietet,

hängt also auch hier, wie bei der Dehnung des ruhenden Muskels, von dem Zuge ab, der auf ihn gewirkt hat (Schneepflugeffekt der Kontraktion). Wenn man einen ruhenden Muskel mit hoher Last eine Weile dehnt, sodann das Gewicht vermindert, so wird, wie wir sahen, die Dehnungskurve auch eine beträchtliche Zeitlang vollkommen unterbrochen. Wenn es gelingen würde den Zustand des Muskels während dieses wagerechten Verlaufes der Kurve zu analysieren, so würde sich darin vermutlich ein auf der oben beschriebenen Wechselwirkung beruhendes Zusammengehen von Spannungsremanenz und Plastizität zeigen.

Natürlich besteht ein Unterschied zwischen gespanntem ruhenden und kontrahiertem Muskel. Wenn der ruhende Muskel sich verkürzt hat, ist

mit dem physikalischen Entspannungsprozess alles abgelaufen. Der gereizte Muskel verkürzt sich, die Spannung verschwindet

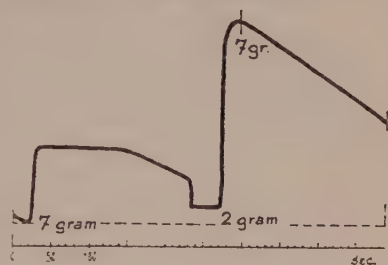


Fig. 7. *Metridium dianthus* Retractor. Versuch vom 15 September. Langsames Kymographion, Ordinatenschreiber. 7 gr ist in Wirklichkeit 25.9 gr; 2 gr ist umgerechnet 7.4 gr. Erste Kurve: gereizt (faradisch) während das Präparat mit 25.9 (7) gr belastet war, die Last bleibt während der Kurve unverändert. Zweite Kurve: Gereizt wird bei einer Belastung von 7.4 gr; sobald der Höhepunkt erreicht ist, wird der Muskel mit 25.9 (7) gr belastet, die er nun nicht zu tragen vermag.

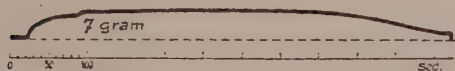


Fig. 8. *Metridium dianthus*, Retractor. Versuch vom 15. September. Langsames Kymographion. Retractor mit 25.9 gr belastet. Gereizt wird mit vollkommen geschlossener Bremse, die sofort nach Aufhören des Reizes geöffnet wird. Geringe Hubhöhe, lang anhaltende Kontraktion mit wenig steiler Decrescente.

auch hierdurch, allein nunmehr muss ausserdem eine Erschlaffung der verkürzten Teilchen auftreten. Diese eigentliche Erschlaffung, d.h. also die Erschlaffung der Mizellen, entzieht sich grossenteils oder völlig, durch die Plastizität der sie mit einander verbindenden

Substanz, der Wahrnehmung. Die Beziehung dieser Erschlaffung zur beschriebenen und abgebildeten Decrescente nach Tetanus vermögen wir noch nicht zu analysieren. Jedenfalls dürfte sie vom Augenblicke der Dehnung an, bei dem hierbei gebotenen Wider-

stande (nach unserer hypothetischen Erklärung der Wechselwirkung zwischen beiden Erscheinungen) keine Rolle mehr spielen. Die Spontanerschaffung, die wir nach langen Pausen an Tetanuskurven gemessen haben, dürfte denn auch ein „Abfluss“ plastischen Widerstandes sein, keine Spontanerschaffung der kontraktile Elemente, die vermutlich um diese Zeit lange abgelaufen ist. Das Gleiche gilt für den Versuch, den Fig. 9 illustriert: Hier wurden Überlast und Pause vor Überbelastung miteinander kombiniert: Fall zur Abszisse.

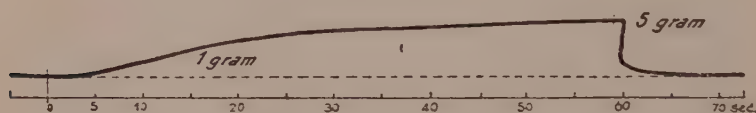


Fig. 9. *Metridium dianthus*. Ring Mauerblatt. Versuch vom 20. September. Grosses Kymographion, isotonischer Hebel; 1 gr effektive Last; bei 0 der Zeitmarkierung gereizt. Nach ungefähr 59 Sek. angehalten, 20 Minuten lang gebremst, dann mit 5 gr belastet: direkter Fall zur Abszisse. (Nach Entfernung von allem Gewicht keine messbare Wiederverkürzung).

SCHNEEPFLUGEFFEKT DER DECRESCENTE. PARADOXON DER DECRESCENTE. Die vorstehenden Schlüsse, die wir aus den beschriebenen Versuchen gezogen haben, sichern wir nunmehr durch weitere Versuche, bei denen wir analytisch zwischen der Wirkung des Zuges bei der Decrescente und derjenigen bei der Crescente unterscheiden. Wir besprechen erst die Wirkung von Überbelastung auf die Decrescente (Fig. 10). Als Objekt dient der Retraktormuskel von *Metridium*. An ungefähr der gleichen Stelle des Kymographions wird der gut gedehnte Muskel, während er total entlastet ist, (durch das beschriebene Aufziehen des Schreibers) faradisch gereizt. Wir erhalten hierdurch Kurven, die sich nicht prinzipiell von unseren Wiederverkürzungskurven ohne Reizung unterscheiden. Auf dem Gipfel der Kurve wird nun in einem Falle mit 25.9 gr plus Zusatzgewicht von 37 gr belastet. Es erfolgt steiler Fall; nach kurzer Zeit aber entfernen wir das Zusatzgewicht. Nun manifestiert sich der Schneepflugeffekt: der Muskel dehnt sich eine Weile lang gar nicht; erst nach einiger Zeit geht die Dehnungskurve

weiter. In einem weiteren Versuch wird dauernd mit 25.9 gr belastet ¹⁾).

Auf der Figur und aus den darunter reproduzierten Messungen sieht man das Paradoxon, dass der Muskel mit dem Vorsprung, trotz nunmehriger gleicher Last, durch den dauernd mit diesem geringeren Gewicht belasteten Muskel überholt wird.

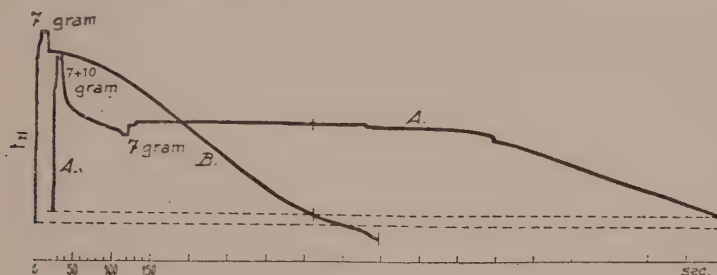


Fig. 10. *Metridium dianthus*, Retractorpräparat „Paradoxon der Decrescente“. Zweimal an ungefähr der gleichen Stelle des langsamen Kymographions (am Ordinatenschreiber) faradisch gereizt. Während der Reizung total unbelastet und der Schreiber aufgezogen. Oben wird bei Kurve A und B effektiv 25.9 gr (7 gr) angehängt, bei Kurve A ausserdem das Zusatzgewicht 10 gr (effektiv 37 gr). Da, wo auf der Figur an Kurve A 7 gram steht wurde das Zusatzgewicht entfernt, sodass nunmehr der Muskel in beiden Fällen 7 gr (effektiv 25.9 gr) trägt. Kurve A, Länge der Totalabszisse 174 mm. Kurve B, Länge der Totalabszisse 79 mm. (Vergl. Fig. 2, S. 12).

SCHNEEPFLUGEFFEKT DER CRESCENTE. PARADOXON DER CRESCENTE. Fig. 11 zeigt ein gutes Beispiel. Objekt ist ein Ringpräparat von *Metridium*. Die oberste Kurve wurde durch den Muskel bei einer Last von 3 gr aufgezeichnet, die unterste Kurve bei einer Last von 8 gr. Später fügen wir oben 5 gr hinzu, sodass der Muskel in beiden Fällen von nun an 8 gr trägt. Dennoch senkt sich die Kurve, die dem Versuche mit ursprünglich geringerer Last entspricht, schneller: wieder ist der Vorsprung auf dem Wege zur Abszisse „schädlich“ (Paradoxon).

¹⁾ Serienversuche dieser Art haben gezeigt, dass der Widerstand des Muskels im Laufe des Versuches zunimmt; da wir diesen Widerstand aufweisen wollen, müssen wir für unsere Darstellung ein Beispiel wählen, wobei der Versuch mit der zeitweilig grösseren Last zuerst gemacht wurde.

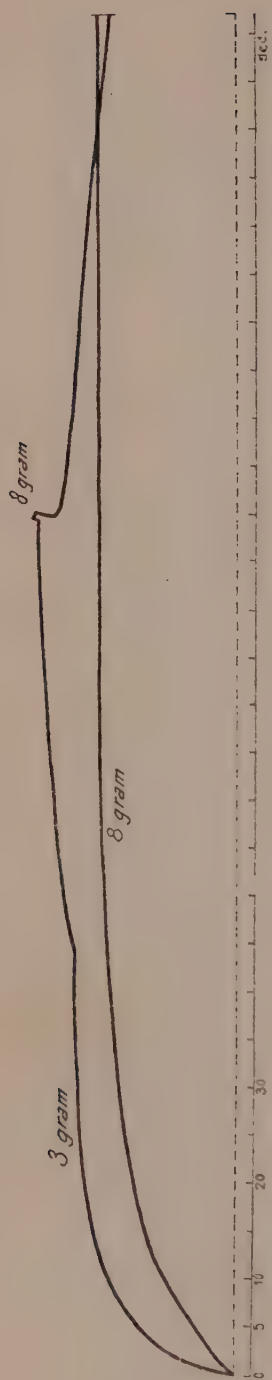


Fig. 11. *Metridium dianthus*, Versuch vom 19. September. „Paradoxon der Crescente“. Ring 1 am schnellen Kymographion und isotonischen Hebel durch kurzes Faradisieren gereizt. Oberste Kurve mit effektiv 3 gr belastet, unterste mit 8 gr. Der Muskel wird im Falle, der der obersten Kurve entspricht, nach etwa 90'' mit total 8 gr belastet, er kreuzt die Kurve des Versuches bei dem der Muskel von vornherein mit 8 gr belastet worden war.

VERGLEICHUNG VON RUHE-TONUS UND KONTRAKTION. Es fand sich nur ein einziger wesentlicher Unterschied zwischen Ruhetonus und dem Zustande des Muskels nach der Kontraktion, nämlich die Proportionalität der geringfügigen Erschlaffung nach Kontraktion des in allen Fällen gleich belasteten Muskels, mit der Länge der Pause. Wir glauben aber nicht, dass das ein prinzipieller Unterschied ist. Wir glauben nämlich nicht, dass der in Frage stehende Zustand nach der Kontraktion verglichen werden kann mit dem Zustande eines Wirbeltiermuskels im Tetanus. Weder in der Ruhe noch während oder nach der Reizungskontraktion ist der Aktinienmuskel je ein total elastischer Körper, wie wir schon einigemal wahrscheinlich zu machen versuchten. Er ist stets irreversibel dehnbar, was sich während der Kontraktion vielleicht durch den enormen Einfluss der Last auf die Kontraktionshöhe, sodann durch die Tatsache, dass der Muskelwiderstand im Gleichgewicht ist mit dem Gewicht, das gehoben wurde und endlich durch das Paradoxon der Crescente zeigt. Während die Teile, die elastische Spannung erzeugen, sich zusammenziehen, entsteht durch diese Kontraktion und den Wider-

stand offenbar im Muskel ein Zustand, der in seiner Erscheinung vom Schneepflugeffekt nicht zu unterscheiden ist. Er tritt an Stelle der Festigkeit, durch die sich der Schneckenmuskel nach Reizung auszeichnet.

Nicht nur im Zustande der Ruhe also, sondern auch während und nach der Kontraktion spielen elementare Eigenschaften des kolloidalen Zustandes dieser Muskeln eine entscheidende biologische Rolle. Wir halten die Übereinstimmung des Verhaltens in Ruhe und während der Tätigkeit für eine der wichtigsten Erscheinungen, die man am Aktinienmuskel feststellen kann.

DIE WIRKUNG VON MAGNESIUMSULFAT AUF TONUS UND KONTRAKTILITÄT. Ich habe einige wenige Versuche angestellt über die Wirkung von Magnesiumsulfat auf den Tonus und die Reizbarkeit.

Es ergab sich eine sehr erhebliche Vergrößerung des freien Falles nach Pause und überhaupt eine sehr viel grössere Dehnbarkeit. Als Beispiel diene folgender Versuch am Retraktorpräparat. Das Objekt kam um 11 Uhr in Magnesiumsulfat von 5 % 1 Teil plus Seewasser 3 Teile. Um 16.15 Uhr kam es auf den Apparat, in Seewasser. Nach erstem grossen Fall wurden 10' Pause gemacht, danach freier Fall von 46.6 mm. Totalverlängerung 76.5 mm auf eine Abszissenlänge von 19 mm (ungef. 90"); gemessen auf eine Abszisse von 1' (12.6 mm) bedeutet das 65 mm Verlängerung. Das ist eine enorme Höhe des freien Falles, die hauptsächlich durch geringen Widerstand, sowie vorhergehende grosse Fallstrecke erklärt werden muss.

Im Gegensatz zu einem analogen Versuche am Fusse von *Aplysia*, der ebenfalls durch Magnesium seinen plastischen Tonus, nicht aber seine Kontraktilität verliert (er ist in diesem Zustande ganz besonders reizbar), ist beim Retraktor von *Metridium* auch die Reizbarkeit sehr vermindert. Faradisierung mit starken bis stärksten Strömen hat bei einer Belastung von 25.9 gr keinen Effekt, bei einer solchen von 7.4 gr einen kleinen Ausschlag, bei einer Last von 0 gr eine Ausschlagshöhe von 6 mm zur Folge. Der Muskel trägt in diesem Zustande auf kurze Zeit 7.4 gr, die Kurve fällt aber steil ab bei 25.9 gr Last. Der Retraktor hat im Prinzip die Eigenschaften der Mauerblattmuskulatur angenommen. Ein Retraktorpräparat ohne Magnesiumvergiftung hat nach erstem Fall und Pause von 10' einen freien Fall von nur 13.5 mm und einen Totalfall (auf eine

Abszisse von etwas mehr als einer Minute bezogen) von 20 mm. Durch das Magnesium werden diese Werte mehr als verdreifacht! (gleiche Temperatur von 17°C). Auch die Mauerblattmuskulatur zeigt derartiges Verhalten. Ring No. 2 kommt am 11. Sept. um 16^h30 in Magnesiumsulfat 5 % 1 Teil plus Seewasser 3 Teile. Am 12. Sept. um 10 Uhr wird er auf den Apparat in die gleiche Lösung, bei 20.1°C gebracht. Die Dehnung mit den üblichen 25.9 gr ist so steil, dass sie sich nicht scharf vom „freien Fall“ abhebt. Freier Fall (ungenau) 41.2 mm.

Pause	Freier Fall	Totalfall	Elevationswinkel letzter Dehnungsstrecke
0	41.2 mm ¹⁾	50.8 mm	38°
10'	25.1 mm	32.1 mm	—
30'	33 mm	43.0 mm	39°
10'	9.1 mm	16.2 mm	29.3°

Mittlerer Gesamtelevationswinkel 56.5° (ungenau!)

Schneepflugeffekt tritt auf, Reizbarkeit ist jedoch nicht nachzuweisen.

Ringpräparate zeigen ohne Magnesium niemals eine so grosse Dehnbarkeit. Fig. 1 gibt ein Beispiel eines sehr dehnbaren Ringes. Höchster „freier Fall“ 16.5 mm zu Anfang nach 30' Pause, Höchster Totalfall 18.5 mm. Grösster Elevationswinkel letzter Dehnungsstrecke 17.5° .

Bei dem mit Magnesiumsulfat vergifteten Ring war Reizbarkeit mit stärkster Faradisation, oder grob mechanischen Reizen auch nach Totalentlastung, ja bei darauffolgendem „Ineinanderschieben“ nicht nachzuweisen. Allerdings hat das Aufziehen des Schreibers auch hier zur Folge, dass er die Ordinate etwas verlässt, dann aber in steiler Kurve die Abszisse erreicht.

Bei einer Höhe des Punktes, an dem der Schreiber die Ordinate verlässt von 37.2 mm wird die Abszisse in etwa $1\frac{1}{2}'$ erreicht; bei einer Höhe von 25.8 mm in etwas weniger als einer Minute. Derartige steile Kurven nach „Ineinanderschieben“ habe ich bei einer Temperatur von rund 20°C ohne Magnesium niemals gesehen. Gegenüber einer kurz vorhergehenden faradischen

¹⁾ Erster Fall.

Reizung von $1\frac{1}{2}$ Minuten Dauer, mit übereinandergeschobenen Rollen eines grossen Induktoriums, mit 3 Volt (Transformator) im primären Stromkreis, kann man die geringe Neigung der Kurve zur Abszisse nicht als „Reizeffekt“ auffassen. Bei Totalentlastung, ohne „Ineinanderschieben“ verursacht derartige Reizung oder starkes Kneifen mit einer Pinzette keine Abweichung des Schreibers von der wagerechten Linie: nicht einmal eine Zacke oder leichte Erhebung zeigt sich.

Auch dieser Versuch weist auf einen prinzipiellen Unterschied, der zwischen den Muskeln von Schnecken und Aktinien bestehen muss. Doch zwingt diese Vergleichung uns nicht einen prinzipiellen Unterschied in den Eigenschaften der kontraktilen Elemente selbst anzunehmen. Es ist recht wohl möglich, dass auch bei *Metridium* die Mizellen, trotz des Magnesiums, kontraktil bleiben. Da aber der intermizellare Stoff durch das Magnesium flüssig bleibt, so vermögen die Mizellen nicht ihre Bewegung auf die Gesamtheit des Muskels zu übertragen. Damit wäre der Unterschied im Verhalten gegenüber Magnesiumsalzen, durch den fundamentalen Unterschied, den wir zwischen Aktinien- und Schneckenmuskeln im Laufe unserer Untersuchung feststellen konnten ohne Annahme weiterer Unterschiede erklärt. Allerdings würde sich durch diese Erklärung zeigen, dass der Prozess des Festwerdens eines gereizten Schneckenmuskels auf Eigenschaften beruht, für welche wir im Aktinienmuskel kein Analogon kennen.

Wir haben in dieser Abhandlung Versuche und Theorie unaufhörlich zusammen vorgetragen. Der Hauptgrund dazu war, dass nur zugleich mit der theoretischen Synthese die Versuche verständlich werden. Man wird uns vielleicht vorwerfen, zu dieser Synthese allzu hypothetische Anschauungen verwandt zu haben. Zunächst möchten wir auf unsere früheren Arbeiten über den plastischen Tonus der Muskeln „hohlorganartiger“ Tiere verweisen. Was aber die Hauptsache ist, wir wissen uns im Besitze aller nötigen Modellversuche an plastischem Kautschuk um die Berechtigung unserer Theorien beweisen zu können. Dehnungs- (Deformations-) und Wiederverkürzungsversuche sind schon länger bekannt, wenn wir auch hoffen einiges Neue zu ihrer Interpretierung liefern zu können. Ausserdem hat auf Grund meiner Resultate mein Schüler J. A. MAAS, Erscheinungen, die ich vorherzusagen imstande war, bei Kautschuk

im Laboratorium „Rijksrubberdienst“, Delft, nachgeprüft und vor allen Dingen „Schneepflugeffekt“, „Abfluss“ und „Paradoxon“ wirklich aufweisen können. Darüber wird er in einer besonderen Arbeit berichten. Daher enthalte ich mich hier einer ausführlichen Vergleichung vom Muskel mit dem plastischen Kautschuk.

Wir haben in früheren Publikationen öfters auf die „phylogenetische“ Reihenfolge der Muskelentwicklung hingewiesen: auf die flüssigen Pseudopodien der Sarcodinen folgten nach unserer damaligen Meinung die plastischen Muskeln der Hohlorganartigen, die bei Reizung fest werden, darauf die stets festen Muskeln der Wirbeltiere. Nun haben wir ein neues Kettenglied gefunden, den plastischen Aktinienmuskel, der sich zwischen Pseudopodien und Schneckenmuskeln einschaltet, da er niemals fest wird. Durch diese Eigenschaften, die sich an der Hand von Modellen rein aus dieser Plastizität ableiten lassen, wird die biologische Funktion dieser Muskeln verständlich. Spannungslos halten sie den Stand fest, den sie erreicht haben und zwar bieten sie immer gerade demjenigen Innendrucke dauernden Widerstand, den sie selbst durch ihre Verkürzung erzeugt haben.

Wir haben es bei den Aktinien mit einer Reihe von „Regulierungen“ zu tun, die ohne weiteres auf die kolloidalen Eigenschaften des Muskels zurückgeführt werden konnten. Bei den Schnecken fanden wir früher auch echte Regulierung durch die Zentra (Pedalganglia). Derartige Tonuszentra sind imstande den plastischen Widerstand anpassend zu verändern, das Nachgeben zu beschleunigen, oder bei zu ausgiebiger Dehnung den Widerstand zu erhöhen. Offenbar ist dazu nötig, den Wassergehalt des Intermizellarstoffes zu verändern. Es wäre ja überhaupt denkbar, dass Wasserverschiebung zu bewirken die eigentliche Aufgabe des Nervensystems wäre. Wenn z.B. ein Schneckenfuss sich kontrahiert, so könnte das bedeuten, das Wasser aus dem Intermizellarstoff in die Mizellen träte, wodurch die Mizellen quellen und sich kontrahieren, der Intermizellarstoff aber fest werden würde. Es sind verschiedene Tatsachen bekannt, die man zur Stütze einer solchen Hypothese heranziehen könnte. Allein diese Hypothese ist noch nicht reif genug, um nun schon ausgearbeitet zu werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Es wird gezeigt, dass in der passiven, plastischen Dehnungskurve des Aktinienmuskels keine Komponente spontaner Erschlaffung vorhanden ist. Der Aktinienmuskel trägt sich bei dieser Dehnung wie plastischer Kautschuk.

Kräftige Dehnung erzeugt im Aktinienmuskel Widerstand, den wir durch Verlagerung der Teilchen zu erklären versuchen. In der Ruhe stellt sich durch eine Art spontaner Erschlaffung der normale Widerstand wieder her („Schneepflugeffekt“, und „Abfluss“ der aufgehäuften Teilchen). Die biologische Bedeutung des „Schneepflugeffektes“ wird besprochen an der Hand eines Versuches am intakten Tier. Da plastischer Widerstand und elastische Spannung der Mizellen miteinander in Wechselwirkung stehen, und theoretisch stehen müssen, erzeugt der Schneepflugeffekt auch gesteigerte Spannung, die bei Totalentlastung und Aufhebung jeglichen Widerstandes partielle, aber recht bedeutende Wiederverkürzung verursacht. Da nur der plastische Widerstand des Muskels durch die Spannung überwunden werden kann, ist der Schluss berechtigt, dass diese Spannung auf rein physikalischem Wege entstanden ist, denn die physikalisch erzeugte Spannung muss dem plastischen Widerstande genau gleich sein. Durch die elastische Wiederverkürzung entsteht neuer plastischer Tonus.

Die Erscheinungen bei der Kontraktion auf Reiz hin unterscheiden sich beim Aktinienmuskel nicht prinzipiell von denjenigen, die wir bei Wiederverkürzung des gedehnten ruhenden Muskels beobachten, obwohl beide sich offenbar innerlich dadurch voneinander unterscheiden, dass bei Zuckung und Tetanus die Spannung spontan entsteht. Auch hier erzeugt die Verkürzung plastischen Tonus. Die nach Kontraktion sicherlich auftretende eigentliche Erschlaffung der kontraktile Elemente lässt sich daher nicht wahrnehmen; sie wird überdeckt durch die irreversible passive Dehnung durch Zug (im Versuche durch Belastung), die auch biologisch die Rolle der Erschlaffung anderer Muskeln spielt.

Die Belastung erzeugt auch während der Verkürzung Steigerung des Widerstandes der plastischen Elemente („Schneepflugeffekt der Crescente“). Daher ist der plastische Widerstand auf dem Gipfel der Verkürzung von der gehobenen Last abhängig, und trägt der Muskel eine Zeitlang das Gewicht,

welches er hob, er gibt aber höherem Gewichte in typischer irreversibler Dehnungskurve unmittelbar nach. Die Widerstandserhöhung durch Last, sowohl bei der Kontraktion, als bei der darauffolgenden Dehnung („Schneepflugeffekt der Decrescente“) ist die Ursache der Erscheinungen, die wir als „Paradoxon der Crescente“ und „Paradoxon der Decrescente“ unterschieden haben. Es wird darauf hingewiesen, dass auch bei der Verkürzung elementare Eigenschaften des kolloidalen Zustandes eine biologische Rolle spielen.

Magnesiumsulfat hebt bei *Aplysia* nur den plastischen Widerstand, nicht aber die Kontraktilität auf, bei *Metridium* aber beide Erscheinungen zugleich.

Als Beweis für die Richtigkeit unserer theoretischen Erklärungen der Muskeleigenschaften sollen andernorts Modellversuche an plastischem Kautschuk mitgeteilt werden.

EINIGE ARBEITEN DES VERFASSERS ÜBER DEN PLASTISCHEN TONUS DER MUSKELN „HOHLORGANARTIGER“ TIERE.

JORDAN, H. J., 1918. Über die Physiologie der Muskulatur und des zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen: insbesondere bei Schnecken. Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. 16, p. 87. (Daselbst ältere Literatur).

—, und VAN DER FEEN, P. J., jun., 1929. Methoden und Technik der Nerven- und Muskelphysiologie bei wirbellosen Tieren. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IX, Teil 4, p. 295 (p. 307 ff.).

—, 1917. Über besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch. Ein Beitrag zur physiologischen Charakterisierung von Tiergruppen. Biol. Zentralbl., Bd. 37, p. 578.

—, 1922. Der Tonus glatter Muskeln bei Wirbellosen (hohlorganartigen) Tieren. Arch. Néerlandaises de Physiologie, T. 7, p. 314.

—, 1926. Die Physiologie des Nerven-Muskelsystems bei den niederen Wirbellosen. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 31 (Kiel), p. 108.

—, und HARDENBERG, J. D. F., 1926. Die dynamischen Erscheinungen des Tonus bei den Muskeln hohlorganartiger Tiere. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 4, p. 545.

—, 1927. Die Probleme der vergleichenden Physiologie (X. internationaler Zoologenkongress zu Budapest). Die Naturwissenschaften, Jahrg. 15, p. 937.

—, 1930. Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus. Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam, Vol. 33, p. 788.

—, 1931. De spier als colloidaal stelsel. Handel. 23ste Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres.

—, 1933. Viskosoider Tonus und Erregungsresiduum („Reiztonuseffekt“) in den Muskeln von *Aplysia*. Acta brevia Neerlandica, Vol. 3, p. 40.

DAS BIPOLARITÄTSPROBLEM

VON

G. STIASNY¹⁾.

I. EINLEITUNG.

1. J. J. TESCH hat in einem Vortrage, gehalten am 27. Juni 1915 in der Dierkundige Vereeniging unter dem Titel „Over bipolariteit“, in sehr anziehender und übersichtlicher Weise über den damaligen Stand des Bipolaritätsproblemles gesprochen. Unter dem Hinweise auf diese Mitteilung kann ich mich hier kurz fassen, um so mehr, da auf biologischem Gebiete in dieser Hinsicht seither wenig neues hinzugekommen ist.

2. Der Systematiker hat, nicht weniger als der Paläontologe, ein Recht, an dem Aufbau und der Kritik der grossen tiergeographischen und paläogeographischen Probleme mitzuarbeiten.

3. Das Bipolaritätsproblem ist noch nicht tot, sondern wird noch stets sehr au sérieux genommen (HESSE²⁾, 1924; DERJUGIN, 1927; R. C. MURPHY, 1928; GAIN, 1928; BERG, 1933).

4. Das Bipolaritätsproblem ist auch nicht veraltet, sondern gerade jetzt wieder sehr aktuell geworden. Auf Grund der neuen hervorragenden Ergebnisse der „Deutschland“- „Gauss“- „Planet“- „Meteor“- „Discovery“- „Nautilus“- und „Carnegie“-Expeditionen kann man jetzt das ganze Problem besser beurteilen.

5. Das Bipolaritätsproblem ist auch nicht fernliegend, am wenigsten für den Verfasser. In einem Vortrage auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Utrecht, 1931, „Über das Alter und die Herkunft der Tiefseefauna“ hat derselbe darzulegen versucht, dass – in Streit mit der herrschen-

¹⁾ Gekürzter, in mancher Hinsicht etwas erweiterter, Auszug eines in der Versammlung der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging am 28. October 1933 in Leiden in holländischer Sprache gehaltenen Vortrages.

²⁾ Mit ausführlichem Literaturverzeichnis, auch der neueren Literatur.

den Ansicht – die Tiefseebecken nicht gleichzeitig, sondern zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, dass die Tiefseebecken nicht gleichartig, sondern morphologisch verschieden sind und verschiedene Facies aufweisen, endlich, dass die Tiefseefaunen nicht monophyletisch, sondern polyphyletisch entstanden sein müssen. Das Bipolaritätsproblem, das zum Teil auch die Tiefseefaunen der beiden Polgebiete behandelt, ist nur ein spezieller Fall, eines der vielen Probleme, die mit der Frage nach dem Alter und der Herkunft der Tiefseefaunen (nicht Fauna!) in Verbindung stehen.

6. Gefahr der Einseitigkeit, wenn man stets allein, aufs Neue, dasselbe Problem behandelt. Verfasser hat sich daher entschlossen, die Ergebnisse seiner Untersuchungen, obwohl letztere noch nicht ganz abgeschlossen sind, hier jetzt schon mitzuteilen, Sie mitten in den Streit zu führen und seine Anschauungen der Kritik zu unterwerfen.

7. Die Ausführungen des Verfassers mögen besonders den jüngeren Fachgenossen als Anregung dienen, sich mit ähnlichen grossen Problemen vertraut zu machen und sich durch ihre Studien beizeiten darauf vorzubereiten (Paläogeographie, Hydrographie, Geologie).

II. DAS BIPOLARITÄTSPROBLEM PRO ET CONTRA.

8. Begriff der Bipolarität. Es besteht eine unleugbare Ähnlichkeit (nicht Gleichheit) zwischen der arktischen und antarktischen Fauna – das ist das Bipolaritätsphänomen. Beruht diese Ähnlichkeit auf Verwandtschaft oder ist sie lediglich als Anpassungserscheinung an ähnliche oder gleiche Lebensbedingungen, als Convergenzerscheinung, aufzufassen? – das ist das Bipolaritätsproblem. Zur Erklärung desselben wurden 3 Theorien aufgestellt, die alle mit mehr oder minder Glück die Ähnlichkeit der beiden polaren Faunen als auf innerliche Verwandtschaft beruhend zu erklären versuchen. Die erste und älteste Theorie wurde von H. THÉEL aufgestellt, später von PFEFFER und MURRAY ausführlich begründet. Die beste Definition des Begriffes „Bipolarität“ verdanken wir W. KÜRENTHAL (1907)¹⁾: „Ich verstehe darunter eine auf innerer Verwandtschaft beruhende Ähnlichkeit der arktischen und antarktischen

¹⁾ Sieh dort genauere Angaben über die umfangreiche ältere Literatur.

Tierwelt, die grösser ist als die Ähnlichkeit mit dazwischen gelegenen Faunen wärmerer Gebiete". Wichtig ist dabei: 1. die innere Verwandtschaft der ganzen Faunen (nicht einzelner Arten und Genera); 2. dass es sich hier ausschliesslich um polare Faunen handelt; 3. dass die Verbreitung beider Faunen diskontinuierlich ist. Das Bipolaritätsproblem ist ein Problem der Diskontinuität. Das ist ein negatives Merkmal. „Bipolar“ ist diskontinuierlich, aber nicht umgekehrt! Das ist „Bipolarität im engeren Sinne“. In späteren Jahren hat man aber (ZIMMER und andere Forscher) den Begriff der Bipolarität erweitert, indem man auch Formen der gemässigten Zonen darin einbezog, wenn sie in den beiden polaren Gebieten vorkommen, dagegen in den Tropen fehlen. Das sind bipolare Formen im weiteren Sinne. Wir beschäftigen uns hier ausschliesslich mit der Bipolarität *sensu stricto*, lassen die nicht polaren Formen ausser Betracht und halten uns genau an KÜKENTHAL's Definition. Die Fragestellung kann hier gar nicht scharf genug umschrieben werden, weil, nach meiner Ansicht, gerade durch Erweiterung des Bipolaritätsbegriffes und Einbeziehung nicht polarer Formen in denselben das ganze Problem in Verwirrung gebracht und undeutlich gemacht wurde. Die Verbreitung der bipolaren Formen in weiterem Sinne bietet eine Fülle anderer Probleme, die mit Bipolarität im engeren Sinne nichts zu tun haben und uns hier nicht weiter beschäftigen dürfen.

Eine für alle Fälle gültige Theorie ist kaum denkbar, handelt es sich doch hier um 3 verschiedene Faunen aus ganz verschiedenen Lebensgebieten: Pelagial, Litoral, Abyssal, deren Verbreitung ganz verschiedenen Gesetzen unterworfen ist. Eine Theorie macht allerdings den Versuch eine allgemeine Erklärung des Phaenomens der Bipolarität zu geben, die alle 3 Lebensgebiete und Faunen umfasst, jedoch nicht mit Erfolg.

9. Wichtigkeit richtiger Bestimmungen. Grundlage für das Bipolaritätsproblem sind genaue einwandfreie Bestimmungen der in Frage kommenden Formen (Arten, Genera), eine *conditio sine qua non*. Von Anbeginn hat die Bipolaritätstheorie mit der Schwierigkeit zu kämpfen gehabt, dass so viele Formen falsch bestimmt waren. Auf Grund der falschen Bestimmungen kam man natürlich zu falschen Folgerungen. Derartige Irrtümer haben nicht wenig dazu beigetragen, den ohnehin schwachen Boden, auf dem die Bipolaritätstheorie ruht, noch mehr zu erschüttern. Leider sind sie auch noch aus späterer

Zeit nachweisbar. Ich will mich hier nur auf die Anführung zweier Fälle beschränken, weil dieselben gründlich untersucht wurden. Die Arbeiten von HICKSON und GRAVELY (1907), RITCHIE (1907) und LINKO (1911) über arktische und antarktische Hydroidpolypen haben Veranlassung zur Behauptung gegeben, dass es „ein bipolares Vorkommen einzelner Hydroiden-Species tatsächlich gebe“. STECHOW (1922) hat jedoch nach genauer Nachprüfung des Materials sämtlicher in Frage kommenden Arten nachgewiesen, „dass auch nicht eine einzige dieser Formen richtig bestimmt war“; er hält daher bipolares Vorkommen ein und derselben Species für durchaus unwahrscheinlich. BROCH (1908) unternahm, veranlasst durch eine Arbeit von GOUGH eine Revision der angeblichen *Muggiaea atlantica*, die in den Planktonlisten des Conseil international pour l'exploration de la mer in Kopenhagen aus dem Skagerrak angeführt war und fand, „dass die Untersucher einer Verwechslung mit *Diphyes arctica* Chun anheimgefallen waren“ (1927, p. 113). Bei diesen 2 Beispielen will ich es bewenden lassen.

10. Liste der bipolaren Formen. Es besteht leider keine offizielle allgemein anerkannte Liste von zweifellos, einwandfrei festgestellten bipolaren Arten. Von dem Verzeichnis der anfangs als „echt“ bipolar gehaltenen Arten mussten sehr bald viele unter dem scharfen Messer der Kritik von D'ARCY THOMPSON, ORTMANN u.a. fallen und aus der Liste gestrichen werden, weil sie falsch bestimmt waren. Andere wieder mussten entfallen, weil nach und nach immer mehr der sogenannten bipolaren Arten auch in der Tiefsee des warmen Zwischengebietes durch die zahlreichen Tiefsee-Expeditionen nachgewiesen, daher als cosmopolitisch verbreitet erkannt wurden. Von der anfänglichen Liste bipolarer Formen von THÉEL und MURRAY, die ca 200-250 Namen umfasste, wurden – um nur einige hervorragende Forscher zu nennen – durch D'ARCY THOMPSON nur 15, von ORTMANN gar nur 2, von PRATT 28 als einwandfrei bipolar anerkannt. HESSE (1924) zählt „neun und vielleicht auch noch einige weitere“ bipolare Formen auf. Schon das gibt sehr zu denken! Dazu kommt aber noch, dass bei vielen Tiergruppen, bei denen man unbedingt Bipolarität in grösserem oder geringerem Ausmasse erwarten müsste, keine einzige bipolare Form nachweisbar ist.

Keine Bipolarität bei: Schizopoden und Cumaceen (ZIMMER), Mollusken (PELSENEER), Nemertinen (BÜRGER), Tunicaten

(HERDMAN, HARTMEYER), Echinodermen (KOEHLER, DOEDERLEIN, MORTENSEN), Hydroiden (STECHOW), Actinien (CARLGREN, PAX), Pennatuliden (KÜKENTHAL), Gorgonaria (KÜKENTHAL), Medusen (VANHOEFFEN, MAAS), Foraminiferen (E. HERON-ALLEN und A. EARLAND, FAURÉ-FREMIET, Hexactinelliden (TOPSENT), Brachiopoden (BLOCHMANN, EICHLER), Cephalopoden (BARRY), Fischen (DOLLO, REGAN)¹⁾. Hier handelt es sich zumeist um benthonische Tiergruppen mit geringer Vagilität. Sehr auffallend ist jedoch, dass sich auch bei Fischen auf Grund der Untersuchungen so eminenter Forscher wie D'ARCY THOMPSON, TATE REGAN und DOLLO keine Spur einer Bipolarität nachweisen lässt. Dadurch ist es auch zu erklären, dass die Bipolaritätstheorie von vielen Seiten stark bestritten wurde. Als bedeutendste Gegner seien hier nur ORTMANN, PELSENER, DOLLO, TOPSENT, STECHOW erwähnt.

II. Autoritätsglaube als Hauptstütze. Bipolarität ist also keinesfalls eine allgemeine Erscheinung, welche die ganzen polaren Faunen betrifft, sondern jedenfalls sehr beschränkt auf einige wenige Gruppen. Sonst müsste man ja nicht in Verlegenheit kommen, wenn es gilt eine Liste bipolarer Formen aufzustellen! Wie kommt es dann, dass sich das Bipolaritätsproblem so lange behaupten konnte und auch jetzt noch so ernstlich diskutiert wird?

Ich denke mir, dass nichts anderes Schuld daran hat als: Autoritätsglaube. Sind doch die Vorkämpfer und Begründer der Bipolaritätstheorien ganz hervorragende Biologen und Ozeanographen gewesen: THÉEL, JOHN MURRAY, CHUN, MEISENHEIMER und andere mehr. Den Ausschlag gab dann wohl KÜKENTHAL (1907), der mit folgendem kernigen Ausspruche der Bipolarität zur allgemeinen Anerkennung und zum Siege verhalf: „Die Bipolarität mariner Organismen, also die Ähnlichkeit der polaren Faunen auf Grund verwandschaftlicher Beziehungen, ist eine Tatsache, die nicht mehr bestritten werden kann“ (p. 17).

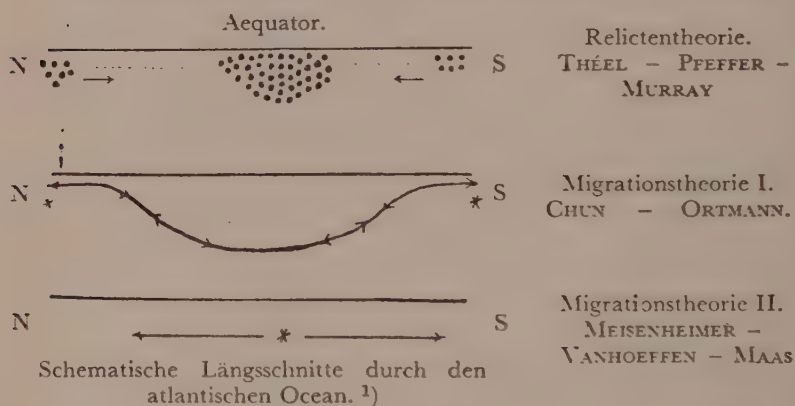
Ich sage dagegen: Die Bipolarität ist keine Tatsache, sie kann

¹⁾ Es hat doch wohl kaum einen Sinn, hier alle Tiergruppen anzuführen, bei denen trotz aller vergeblicher Bemühungen der hervorragendsten Spezialisten Bipolarität nicht nachweisbar ist. Mit dem Hinweise auf die zahlreichen Monographien über die verschiedensten Gruppen in der „Fauna arctica,” insbesondere Bd. V und VI, mit fast durchwegs negativen Angaben glaube ich mich auf die obige Aufzählung beschränken zu dürfen.

keine Tatsache sein, einfach weil sie unmöglich ist. Darum sind auch alle Erklärungsversuche als misslungen zu betrachten.

12. Die 3 Theorien. Zur Erklärung des Bipolaritätsphänomens mariner Organismen wurden drei Theorien aufgestellt, die ich in Anlehnung an eine Darstellung von HAECKER (1908) in nebenstehendem Schema veranschaulicht habe.

1. Die Relictentheorie von PFEFFER und MURRAY (für alle Tiergruppen).
2. die Migrationstheorie I von CHUN und ORTMANN für die Bodenbewohner des Abyssal und Litoral, eventuell noch für die bathypelagischen Medusen („Austauschtheorie“).
3. die Migrationstheorie II von MEISENHEIMER, VANHOEFFEN und MAAS u.a. für einzelne pelagische Gruppen.



Ich will nun diese Theorien unter Hinweis auf die Darstellung von TESCH (s.o., 1) ganz kurz besprechen und kritisieren.

13. Die Relictentheorie: Arktische und antarktische Faunen sind gleichalterige Relikte einer gleichmässigen Universalfauna, die den ursprünglicher Character bewahrt haben und grössere Ähnlichkeit mit einander aufweisen, als mit den Faunen der dazwischenliegenden Gebiete. Die Ähnlichkeit, so sagt die Relikten-Theorie, ist keine äusserliche, nicht erworben, als Folge gleichartiger Lebensbedingungen, sondern eine innerliche, auf Verwandtschaft beruhende, eine gebliebene. In früheren, vortertiären Erdperioden habe es ein gleichmässig warmes Klima

1) Das Sternchen bedeutet Ursprungsstelle.

über die ganze Erde gegeben. Abkühlung an den Polen – Zurückweichen der empfindlicheren Formen gegen den Äquator oder Aussterben derselben; Anpassung der verbliebenen an die neuen Lebensbedingungen.

Einwand 1. Nach NEUMAYER, FRECH, ARLDT, DACQUÉ, bestand niemals ein gleichmässiges universales warmes Klima auf der Erde. Stets hat es Klimazonen gegeben. Mit demselben Rechte, sagt MURPHY (1928, p. 363), könnte man auch von einem universellen Kälteklima in früheren Erdperioden sprechen; aber das ist noch keinem eingefallen.

Einwand 2. Die Klimaänderung hat merkwürdigerweise nicht fördernd auf die Entwicklung der polaren Tiere eingewirkt, sondern hemmend (ORTMANN). Die primitiven Formen sind an den Polen zu finden, die abgeleiteteren, variableren am Äquator, gerade umgekehrt, als man erwarten sollte! Dort, wo die Lebensbedingungen die grössten Veränderungen erfuhren, an den Polen, finden sich die primitiven, stabilen Formen; dort, wo stets das gleiche warme Klima, ein ewig blauer Himmel, herrschte oder geherrscht haben soll, sind die Formen am stärksten abgeändert. Unmöglich!

Einwand 3. Bei den Pteropoden, einer geologisch sehr jungen Tiergruppe, deren älteste Reste erst in der 2. Hälfte des Tertiärs gefunden worden sind, gibt es (nach MEISENHEIMER und KÜKEN-THAL) ausgesprochene Bipolarität (Verfasser bemerkt dazu: doch wohl nur in sehr bescheidenem Grade!). Dieser Umstand schliesst eine Erklärung ihrer Bipolarität durch die Relictenhypothese völlig aus (KÜKEN-THAL, p. 12).

Einwand 4. „Wenn ein so generelles Prinzip bei der Faunendifferenzierung mitgewirkt hat, wie es die Relictenhypothese annimmt, dann müssten alle Tiergruppen des Litorals, die geologisch älter sind als tertiär, die Erscheinung der Bipolarität zeigen. Das ist aber nicht der Fall!“ (KÜKEN-THAL, ebenda). KÜKEN-THAL lehnt aus diesen Gründen die Relictentheorie als Erklärungsversuch der Bipolarität ab.

Auch nach meiner Ansicht ist die Relictentheorie unhaltbar und endgültig erledigt.

14. Die Migrationstheorie I CHUN-ORTMANN nimmt eine Wanderung polarer Tiere auf dem Boden der Tiefsee oder längs den Westküsten Amerikas von Pol zu Pol an, also polaren Ursprung der bipolaren Fauna.

Einwand: Wenn die polaren Tiere durch eine Verbindungs-

brücke auf dem Boden der Tiefsee verbunden sind, sind sie universell verbreitet, nicht mehr bipolar. Ihre Verbreitung ist nicht mehr diskontinuierlich.

CHUN arbeitet mit hypothetischen Tiefenströmungen von Pol zu Pol, die nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft nicht bestehen. Dadurch werden auch die Wanderungen bathypelagischer Formen in tieferen Wasserlagen von Pol zu Pol unmöglich. CHUN denkt sich offenbar den Boden der Tiefsee als eine glatte flache Schüssel, in der Mitte am tiefsten, and der Rändern (Polen) langsam ansteigend, so dass eine Wanderung der Tiefseetiere ohne jede Schwierigkeit vor sich gehen kann! Das Bodenrelief auf dem Boden der Tiefsee des atlantischen Ozeans, das allerdings erst in den letzten Jahren genauer bekannt geworden ist (Walfisch-, Rio Grande-Rücken u.a. mehr)¹⁾, macht die allmähliche Wanderung von Pol zu Pol nicht nur von Individuen, sondern auch von Generationen entweder ganz unmöglich oder in hohem Grade unwahrscheinlich.

Dies gilt auch für die Larvenstadien der benthonischen Tiere (DERJUGIN, 1927). Bei vielen polaren Formen ist ja überdies das freie Larvenstadium stark reduziert oder fast gänzlich unterdrückt (Brutpflege!).

Auch die Wanderung der Tiefseetiere längs der Westküsten Amerikas nach ORTMANN ist nicht diskutabel. Zugegeben muss werden, dass eine Wanderung von S nach N denkbar ist (aber nicht umgekehrt) infolge des aufquellenden Tiefenwassers längs der Westküsten Süd- und Nord-Amerikas, aber nicht weiter als bis etwa nach Californien. Ein Überschreiten des Aleutengürtels (gegen die californische Strömung mit seinen engen Wasserstrassen, des flachen Beringsmeeres, das einen grossen Teil des Jahres zugefroren oder mit Eis bedeckt ist, der ganz flachen, sehr schmalen Beringstrasse als Zugangskanal zum Arktischen Ozean erscheint fast ausgeschlossen für Tiere des

¹⁾ Mögen die meisten der in Wüst's (1933) schöner Karte der Gliederung des atlantischen Tiefseebodens abgebildeten Schwellen in Wirklichkeit zu meist nur ganz flache runde Rücken sein, mag auch die starke Ueberhöhung in den Längsprofilen den ungeschulten Betrachter leichterdings zu einer falschen Vorstellung der tatsächlichen Höhenverhältnisse führen, eines steht fest: die gewaltige, 3300 km lange, circa 2000 m hohe, mit Gipfeln über 4000 m Höhe besetzte Mauer des Walfischrückens, die als ein breiter Querriegel den halben Südatlantik durchsetzt, ist „ein überaus imponantes Gebirge“, „ein gewaltiger Zug im Antlitz der Erde“ (SCHOTT, 1926), allerdings ohne die Erosionsformen des Festlandes.

tieferen Litorals oder des Kontinentalabfalles. Dazu kommen noch die zu überwindenden grossen Klimaunterschiede, denen die immigrierenden südlichen Formen ausgesetzt wären. Endlich noch die Strömung im Sinne des Uhrzeigers im Arktischen Meere, die quer zur Beringstrasse die polaren Wassermassen von O nach W treibt und eine Einwanderung pacifischer Tiere sehr erschwert, wenn nicht ganz unmöglich macht. Tatsächlich spielt auch die Beringstrasse als Einfallspforte pacifischer Tiere in den Arktischen Ozean in der Tiergeographie eine sehr bescheidene Rolle. Die Einwanderung derselben, die in früheren Erdperioden zweifellos in viel erheblicherem Masse stattfand als jetzt, erfolgte an ganz anderer Stelle. Auch diese Theorie erweist sich als unhaltbar.

15. Die Migrationstheorie II von MEISENHEIMER, VANHOEFFEN, MAAS. Die Wanderung mariner Tiere findet statt ausgehend von einem gemeinschaftlichen warmen aequatorialen Wohngebiete nach den Polen zu. Ausgangspunkt ist hier eine zusammengedrückte Warmwasserfauna. Also: aequatorialer Ursprung der bipolaren Formen. Langsame Anpassung der stenothermen warmwasserliebenden Organismen an neue ungünstige Lebensbedingungen je mehr die Wanderung fortschreitet. Die Verbindung mit den Stammformen kann bestehen bleiben, dann sind die neuen Formen mehr oder minder Cosmopoliten oder aber die Verbindung wird unterbrochen und es kommt als Endresultat zur Entstehung echter bipolarer Formen.

Dieser Theorie haftet der Fehler an, dass sie nur für ganz wenige Tiergruppen gilt, ausschliesslich von pelagischen Formen: Pteropoden (MEISENHEIMER), Medusen (VANHOEFFEN, MAAS), Copepoden (STEUER)¹).

MEISENHEIMER setzt das Bestehen von Cirkelströmungen voraus, welche das aequatoriale Warmwasser nach den Polen und von dort wieder nach dem Äquator zurück führen. Solche bestehen jedoch nach den neuesten Untersuchungsergebnissen nicht (weder in horizontaler noch auch in vertikaler Richtung).

Ferner muss man fragen: Wo sind denn alle die aequatorialen Stammformen geblieben, die doch nach MEISENHEIMER vorhanden sein müssten?

¹) STEUER (1933) schreibt (p. 296): „An der Existenz bipolarer Copepoden ist nicht zu zweifeln“. Leider sagt er jedoch nicht, welche Formen er als bipolar betrachtet.

Die Migrationstheorie MEISENHEIMERS ist sehr begrenzt und unvollständig, sie ist aber doch immerhin die einzige mit der man noch einigermaßen arbeiten kann und die nicht völlig versagt (s.u., 19).

16. Vergleichen wir die 3 Theorien mit einander, so ergibt sich folgendes:

Nach der Relictentheorie müssten die meisten archaischen, primitiven Formen an den Polen zu finden sein, nach der Migrationstheorie von CHUN-ORTMANN in der Tiefsee, nach der Migrationstheorie von MEISENHEIMER am Aequator . . . Das sagt genug!

III. DIE NEUEN OZEANOGRAPHISCHEN ERGEBNISSE.

Wie wir aus dieser gedrängten Übersicht gesehen haben, sind alle 3 Theorien unbefriedigend, die eine wie die andere im Lichte der neueren Forschungen gänzlich unhaltbar. Warum? Die Praemissen, die Grundlagen, auf denen die 3 Hypothesen aufgebaut waren, haben sich als unrichtig herausgestellt und damit sind die darauf beruhenden Schlussfolgerungen falsch. Wanderungen von Pol zu Pol im Pelagial, Abyssal oder Litoral müssten doch faktisch möglich sein, sie sind aber nicht möglich. Man darf aber dabei nicht aus dem Auge verlieren, dass man zur Zeit als die Bipolaritätstheorien aufgestellt wurden, nur sehr wenig über die Meeresströmungen, noch weniger über das Relief des Tiefseebodens wusste. In der gegenwärtigen Zeit, auf Grund der neuen ozeanographischen Forschungsergebnisse, besonders im atlantischen Ozean, erscheinen sie fast völlig unhaltbar.

17. Vergleich von Arktis und Antarktis¹⁾. Man ging von der unleugbaren Ähnlichkeit der beiden polaren Gebiete aus – kalt, viel Eis – und hielt die Ähnlichkeit für Gleichheit. Man hielt und hält vielfach noch jetzt das arktische und antarktische Gebiet für eine einzige identische Facies. Das hat seine Richtigkeit nur bei ganz oberflächlicher Betrachtung der Verhältnisse. In Wahrheit liegt die Sache ganz anders. Übereinstimmung beider Gebiete herrscht wohl in Bezug auf Wassertemperatur (um den Gefrierpunkt, aber auch hierin sind das arktische und antarktische Gebiet nicht ganz gleich) und un-

¹⁾ Dabei ist immerhin zu bedenken, dass die Arktis zur Zeit besser erforscht ist als das antarktische Gebiet.

günstige Lichtverhältnisse (schräg einfallende Sonnenstrahlen, kurzer Sommer, lange Polarnächte). In allen anderen Beziehungen zeigen beide Gebiete die grössten Gegensätze, sie sind geradezu Antagonisten!

In geographisch-geologischer Hinsicht:

Arktische Facies.

excentrische Tiefsee am Pol („Frambecken“), umgeben von einem zusammenhängenden küstenreichen Gürtel von Continenten. Eisberge nur nach einer (der atlantischen) Seite.

einer der ältesten Ozeane der Erde (ARLDT, DACQUÉ).

Frambecken ein zusammenhängendes Ganzes bildend; der Boden eine Riesenscholle, die in die Tiefe gesunken ist; das letzte Glied einer Kette von 3 Einsturzbecken (Nordmeer, Spitzbergen-See, Frambecken)

Breiter Schelf (bis 700 km), untief (70-80 m), mit vielen Inseln und Inselgruppen.

feine Sedimente mit wenig organischen Kalk- oder Kieselhaltigen Resten.

schwache Sedimentation (NANSEN).

Antarktische Facies.

centrale vereiste küstenarme, Landmasse am Pol, isoliert, umgeben von breitem, tiefem Ozeanring mit vielen Eisbergen nach allen Seiten.

viel jünger, teilweise hervorgegangen aus der Nereis (v. IHERING).

Antarktik bestand aus 3 selbständigen Teilen, die noch im Tertiär durch Landbrücken getrennt waren.

Schmäler Schelf (?), sehr tief, (200 m bis 1000 m (?)), tiefster Schelfrand auf Erde (Gewicht des Eises?) mit wenigen zerstreuten Inseln.

grobes, klastisches Sediment; Geröll, Felsblöcke mitgeschleppt durch Eisberge. Breite Zone von Diatomaceenerde ringsum das centrale Festland.

reiche Sedimentbildung.

In hydrographischer Hinsicht:

Arktik:

tributär an den Nordatlantik, eine Dependence des Nordatlantiks.

nur eine schmale Verbindung mit Nordatlantik (Beringstrasse kann fast vernachlässigt werden). Durch untiefe Schwellen abgeriegelt.

Analogon fehlt.

fast keine Eisberge, riesige Entwicklung des Packeises.

Eisberge hoch, unregelmässig geformt, pittoresk.

centrales Packeis erfüllt Arktik fast gänzlich seit tausenden von Jahren; wenige offene Stellen.

Randgebiete eisfrei.

Antarktik:

ganz selbständiger unabhängiger Wasserhaushalt; Herrscher über alle Südozeane.

breite tiefe offene Verbindungen nach allen Seiten.

stellenweise gewaltige Eisbarrière.

viele riesige Eisberge, starke Entwicklung des Schelfeises.

Eisberge parallelepipedisch, flach, tafelförmig, mit starker Breitenausdehnung.

auf weite Gebiete hin frei von Eis.

Randgebiete mit Eismassen bedeckt, zusammenhängender Eiswall („Eisfuss“) längs des Strandes.

In der Antarktis ist das ganze Eisphaenomen gewaltiger.

Sonnlicht wird durch das centrale dicke Packeis rasch absorbiert.

Absorption des Sonnenlichtes viel schwächer.

Geringe vertikale Wassercirculation, wenig O in tieferen Wasserschichten, Stagnierung, besonders im Frambecken.

starker vertikaler Wasseraustausch am Schelfrande; reich an O auch in tieferen Wasserschichten.

Salzgehalt nach SCHOTT (1928):

30,0–32,0 ‰.

33,5–34 ‰.

Arktik:

Antarktik:

Mittlere Temperatur der Meeresoberfläche nach KRÜMMEL (1907)
und DEFANT (1928):

bei 70° 0.7°

– 1.3°

bei 80° – 1.7°

– 1.7°

warmer Golfstrom.

keine warme meridionale Strömungen, ununterbrochener Ring der Westwindtrift.

Bildung des arktischen Bodenwassers sehr gering.

Bildung des antarktischen Bodenwassers sehr stark.

Bedeutung des arktischen Bodenstromes sehr unbedeutend; durch Schwellen abgeriegelt, nicht weit südwärts reichend.

Bedeutung und Einfluss des antarktischen Bodenwassers gewaltig, bis Neufundland und Azoren reichend.

Keine Ströme von Pol zu Pol!

Berührungsfläche kalter und warmer Strömungen schmal. breite Polar-Front.

Wellen niedrig wegen Packeis, wenig Brandung, wenig Stürme.

Riesenwellen, starke Brandung, stürmischeste See der Erde.

ohne Analogen

doppelter Ring von Winden und Strömungen um centralen Kontinent.

starker Einfluss des Mediterrani-
k.

starker Einfluss des Pacifik.

In klimatologischer Hinsicht:

Ich beschränke mich hier auf die Anführung eines Zitates aus DARWIN's Reisebericht des „Beagle“ 1860, p. 249: „In the northern continents the winter is rendered extremely cold by the radiation from a large area of land into clear sky, nor is it moderated by the warmth bringing currents of the sea; the short summer on the other hand is hot. In the southern ocean the winter is not so excessively cold, but the summer is far less hot, for the clouded sky seldom allows the sun to warm the ocean, itself a bad absorbent of heat; and hence the mean temperature

of the year, which regulates the zone of perpetually congealed under soil, is low."

Das antarktische Gebiet wird beherrscht durch eiskalte Schneestürme („Blizzard“); ohne Analogon in der Arktis.

Klima am Südpol mehr oceanisch, mit den kältesten Sommern auf der ganzen Erde, Winter relativ nicht so kalt. Stätte einer beständigen Anticyclone.

In biologischer Hinsicht:

arktische Facies.

reiche Landflora mit \pm 400 Species von Blütenpflanzen.

ausgestreckte schnee- und eisfreie Tundren.

Myriaden von Insekten, viel reichere niedere Landfauna.

viele Säuger (Rentier, Moschusochse, diverse Carnivora und Rodentia), alle verwandt mit der Vertebratenfauna der benachbarten gemässigten Gebiete. Eskimo.

antarktische Facies.

arme Landflora mit nur 2 Species von Blütenpflanzen.

ohne Analogon.

fast keine (nur flügellose) Insekten, sonst nur wenige Crustaceen, Milben, Nematoden.

wenig Säuger, alle endemisch, kein Mensch.

Verschieden in beiden Faunen sind Pinnipedia, Aves; Pinguine ausschliesslich antarktisch.

Armut mariner Fauna und Flora ¹⁾ im Frambecken („deserts“ nach NANSEN, bestritten durch STEFANSSON); nur an den eisfreien Rändern, im Spitzbergen Meer und in der Baffinbai reicheres Tierleben.

überwältigender Reichtum der marinen Lebewelt, besonders an Diatomeen und Euphausiiden; grösserer Artenreichtum.

starker Einfluss der mediterranen (Tethys-) Fauna.

starker Einfluss der pacifischen Fauna.

¹⁾ Besonders auffallend bei Diatomaceen (wegen O- und Lichtmangel!).

Im arktischen Gebiete sind durch die starke Entwicklung der permanenten Eisdecke des Packeises die Lebensbedingungen für das Phytoplankton, daher auch für die Konsumenten desselben, besonders die Copepoden und Copepodenzehrer, viel ungünstiger als im antarktischen Lebensraume.

Das antarktische Gebiet bietet der Lebewelt grössere Entwicklungsmöglichkeiten, der Reichtum an Arten ist hier grösser.

Ich denke, dass diese Unterschiede, deren Zahl sich mühelos noch beträchtlich erweitern liesse, hinreichen dürften, um die Richtigkeit der Ausschauung zu bestätigen, dass beide polare Gebiete als verschiedene Facies zu betrachten sind.

18. Demonstration der neuen Karten der Meeresströmungen, des Bodenreliefs, der Sedimente, des Salzgehaltes, allein des atlantischen Ozeans. (Der Pacifik ist noch zu wenig erforscht, der Indik kommt für das Bipolaritätsproblem nicht in Betracht).

Oberflächen-Strömungskarten von HANS H. F. MEYER (1921) und dem Kon. Nederlandsch Meteorologisch Instituut (1919).

Längsprofile von G. WÜST durch die Ost- und Westatlantische Mulde für Salzgehalt und Temperatur (G. WÜST, 1928 u. 1933).

Weltkarte für die Verteilung des Salzgehaltes nach G. SCHOTT (1928).

Alte und neue Strömungskarte in G. SCHOTTS alter (1912) und neuer (1926) Auflage der „Geographie des atlantischen Ozeans“.

Tiefen- und Sedimentkarten des atlantischen Ozeans nach SCHOTT (1926) und WÜST (1933).

Ferner zahlreiche Publikationen von BRENNKE, DEACON, DEFANT, DRYGALSKY, HELLAND-HANSEN, NANSEN, MERZ, MÖLLER, SCHOTT, H. S. SVERDRUP, WATTENBERG, WILLIMZIK, WÜST u.a., besonders über den atlantischen Ozean.

IV. ENDERGEBNIS.

19. Was bleibt schliesslich von den Bipolaritätstheorien übrig? Nach meiner Auffassung haben beide polare Faunen nichts mit einander zu tun. Das arktische und antarktische Polgebiet sind nicht eine, sondern zwei ganz verschiedene Facies. Beide polare Faunen zeigen zwar im Gesamtcharakter grosse Ähnlichkeit, erweisen sich aber bei näherer Untersuchung als sehr verschieden, durchaus nicht gleich. Durch ähnliche Auslesewirkung und analoge Anpassung mussten die Faunen eine

gewisse Ähnlichkeit erhalten. Beide Faunen sind autochthon selbständig und unabhängig von einander entstanden, ihre Entwicklung ist diphyletisch¹⁾. Die wenigen Immigranten und die wenigen in beiden Gebieten identischen Formen kommen dabei kaum in Betracht. Die Arktis stand hydrographisch und faunistisch unter dem Einfluss der Tethys, der antarktische Lebensbezirk unter dem Einfluss des Pacifik.

Die Identität der wenigen einwandfreien bipolaren Formen, die wir noch als solche anerkennen können, ist zuzuschreiben einer convergenten Umformung von Arten, die im warmen Zwischengebiet lebten (ohne dass die Tiefsee als Bindeglied nötig wäre) unter dem Einflusse von gleichen oder besser von einander ähnlichen Lebensbedingungen. Die Anpassungen an Kälte und ungünstige Beleuchtungsverhältnisse als den Hauptfaktoren sind nach derselben Richtung hin erfolgt. Allmähliche Entwicklung einer Abneigung gegen die warmen Stromgebiete Hand in Hand damit eine stets weitergehende Differenzierung und Loslösung von den Stammformen bei gleichzeitiger räumlicher Entfernung von den äquatorialen Meeresgebieten (HAECKER, MEISENHEIMER). Dabei kann die Stammform noch im warmen Wasser leben (*Fritillaria borealis* mit 2 echten polaren Rassen oder Unterarten *acuta* und *truncata*, LOHMANN oder die Stammformen sind im Wettstreit mit stärkeren widerstandsfähigeren Mitbewerbern zugrunde gegangen (*Limacina helicina* Phipps und *Clione limacina* Phipps, MEISENHEIMER, HESSE).

Als echte bipolare Formen sind ausser den genannten noch *Phascolosoma eremita* nach BENHAM 1922 und nach brieflichen Mitteilungen von Prof. W. FISCHER zu betrachten, ferner nach E. HENTSCHEL, Fauna arctica, Bd. 5, 1929, die Spongien *Sphaerotylus schoenus* Soll. und *Artemisina apollinis* (R. u. D.)

BROCH stellte 1914 in einer Abhandlung über westafrikanische Hydroiden fest, dass Variantengruppen der subantarktischen Meere parallele Charakterzüge zu denen borealer Gebiete aufweisen und betont, dass wir es hier zu tun haben mit den ersten Stufen einer Entwicklungsreihe, die vielleicht zur Entwicklung bipolarer Formen führen könnte. Es lässt sich nicht mehr bestreiten, sagt BROCH, dass die Richtung der fluktuierenden Vari-

¹⁾ Ich bin darin völlig einer Meinung mit DOLLO 1907, der jedoch noch die Möglichkeit eines Austausches einzelner Formen auf dem Boden der Tiefsee für denkbar hält, was ich nicht tue.

ation oft durch äussere biologische Faktoren geregelt wird. Das Endresultat könnte dann die Ausbildung bipolarer Formen sein. Vielleicht lassen sich manche Fälle dadurch in viel einfacherer und natürlicherer Weise erklären, ohne dass man hypothetische Wanderungen von Pol zu Pol durch die Tiefsee oder vom Aequator an der Oberfläche zu den Polen anzunehmen gezwungen wäre (BROCH, 1927, p. 158-159).

Hier sind jedoch noch weitere Untersuchungen notwendig. Von einem abschliessenden Urteil ist man hier noch weit entfernt.

20. Alle Bipolaritätstheorien erweisen sich als unhaltbar. Man hat die Bedeutung des Bipolaritätsproblems überschätzt. In einer Zeit entstanden, in der man noch sehr mangelhafte Kenntnisse vom Bodenrelief und Strömungen der Ozeane hatte, glaubten hervorragende Forscher, dass man es hier mit einem allgemein gültigen Prinzip zu tun habe. In Wahrheit betrifft dasselbe höchstens einige wenige Arten, keinesfalls die ganzen Faunen. Dass einzelne Formen oder Genera in beiden Polgebieten vielleicht doch identisch oder sehr ähnlich sind, beweist nichts gegen diese Auffassung.

Es gibt kein Bipolaritätsproblem mehr.

LITERATURVERZEICHNIS.

Für Geographie und Geologie:

- ARLDT, TH., 1917-1922. Handbuch der Palaeogeographie. Leipzig.
 DACQUÉ, E., 1915. Grundlagen und Methoden der Palaeogeographie. Jena.
 Problems of Polar research, 1928. A series of papers by 31 authors. American geographical soc., Spec. Publ. No. 7. New York.
 JHERING, H. V., 1927. Geschichte des atlantischen Ozeans. Jena.
 NORDENSKJÖLD, O. and MECKING, L., 1928. The geography of the polar regions. American geogr. soc., Spec. Publ. No. 8. New York.
 Ferner die Werke von NANSEN, NORDENSKJÖLD, MAWSON, u.a.

Für Oceanographie: Vergleiche die oben unter No. 18 erwähnten zahlreichen Publikationen aus den letzten Jahren.

- Ferner: Physics of the Earth, V. Oceanography. 1932. Bull. of the National Research Council, No. 85. The National Acad. of Sci., Washington.
 Koninklijk Nederlandsch Meteorologisch Instituut. 1919. Oceanographische en meteorologische waarnemingen in den Atlantischen Oceaan (1870-1914). Utrecht.

Für Klimatologie:

- DARWIN, CH., 1860. Journal of researches into the Natural History and Geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. „Beagle” round the world. London, p. 249.

Ferner die beiden oben erwähnten Bände der American Geographical Society (1928), die Werke von NANSEN, NORDENSKJÖLD, MEINARDUS, KÖPPEN, DRYGALSKI, u.a.

Für Biologie:

- BENHAM, W. B., 1922. *Gephyrea inermia*. Australasian Antarctic Expedition 1911-1914. Scient. Rep., ser. C. Zool. and Bot., Vol. 6, pl. V.
- BERG, L. S., 1933. Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. *Zoogeographica*, Bd. 1¹⁾.
- BROCH, H., 1914. *Hydrozoa benthonica*. Beitr. zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas.
- BROCH, H., 1927. Methoden der marinen Biogeographie. Handb. biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, T. 5, Lief. 249.
- DERJUGIN, K., 1927. La distribution bipolaire des organismes marins. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No. 495.
- DOLLO, L., 1907. Poissons. Res. du voy. du S.Y. Belgica, Vol. 7, Zoologie, p. 53. Section sur bipolarité.
- FAUNA arctica. Alle Bände ab 1900, insbesondere Bd. 5 (1929) und Bd. 6 (1933).
- GAIN, L., 1928. Le monde vivant dans l'antarctique. *Arktis*, 1. Jahrg.
- HAECKER, V., 1908. Tiefsee-Radiolarien. *Wissensch. Ergeb. der Deutschen Tiefsee Expedition*, 14. Bd., spezieller Teil, p. 532.
- HESSE, R., 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena.
- KÜKENTHAL, W., 1907. Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen. Veröff. d. Inst. f. Meereskunde und des geograph. Instituts an der Universität Berlin, Heft 11.
- LOHMANN, H., 1931. Die Appendicularien der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wissensch. Ergebn. der Deutschen Tiefsee Expedition*, Bd. 21.
- MEISENHEIMER, J., 1908. Die Pteropoden der Deutschen Südpolar Expedition. *Zoologie*, 1. Bd.
- MEISENHEIMER, J., 1911. Pteropoda. *Wissensch. Ergebnisse der Deutschen Tiefsee Expedition*, 9. Bd.
- MURPHY, R. C., 1928. Antarctic Zoogeography and some of its problems. Problems of Polar research, a series of Papers. Americ. Geogr. Soc., Spec. Publ. No. 7, New York, p. 359 ff.
- STECHOW, E., 1922. Zur Frage des bipolaren Vorkommens mariner Tiere. *Verh. Deutsche Zoolog. Ges.*, Bd. 27, p. 95-96.
- STECHOW, E., 1925. Hydroiden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wiss. Ergeb. der Deutschen Tiefsee Expedition*, Bd. 17, p. 197-404.
- STEUER, A., 1933. Zur planmässigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons, besonders der Copepoden. *Zoogeographica*, Bd. 1, p. 297.
- STEFANSSON, VILHJALMUR, 1921. *The friendly arctic*. New York.
- STEFANSSON, VILHJALMUR, 1921. Arctic Resources. *Encyclopedia Britannica*.
- STEFANSSON, VILHJALMUR, 1928. The resources of the arctic and the problem of their utilization. Problems of Polar research. Americ. Geogr. soc., Spec. Publ. No. 7, New York.

¹⁾ Diese Arbeit war mir leider noch nicht zugänglich. Aus dem Titel geht aber wohl hervor, dass der Verfasser die Bipolarität als eine Tatsache betrachtet.

- STASNY, G., 1931. Über das Alter und die Herkunft der Tiefseefauna. Verhandl. Deutsche Zoolog. Ges.
- TESCH, J. J., 1915. Over bipolariteit. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen., ser. 2, deel XIV, p. XXIV-XXXIV.

Die obenstehende Literaturübersicht, die auch viele grosse zusammenfassende Werke umfasst, macht in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit.

Mit der Literaturbeschaffung hatte Verfasser vielfach grosse Schwierigkeiten. Dies zur Erklärung, nicht zur Entschuldigung, wenn ihm manche selbst wichtige Arbeit entgangen sein sollte. So konnte erst nach Abschluss des Manuscriptes Einsicht in die für die Beurteilung des Bipolaritätsproblems so wichtige Arbeit von E. HENTSCHEL, Die Kiesel- und Hornschwämme des Nördlichen Eismeer, Fauna arctica, Bd. 5, 1929, genommen werden, in welcher dasselbe an einer Tiergruppe sehr ausführlich und gründlich discutiert wird. Ich muss mir vorbehalten, bei anderer Gelegenheit hierauf näher einzugehen.

ÜBER DIE SEELISCHEN FÄHIGKEITEN UND DIE ARTBILDUNG DER TIERE

VON

WERNER FISCHEL.

I.

Nach DARWIN (1873) soll die Seele in der Geschichte der Lebewesen keinen wirkenden Einfluss gehabt haben. Alles bei einer Aufregung vorkommende Tun und Lassen hält er für den erstarrten Rest ursprünglich zweckmässiger Handlungen. Allein die Vergangenheit bestimmt nach dieser Meinung im Zusammenwirken mit der Gegenwart das Verhalten der Tiere.

So scheint es denn überflüssig noch zu fragen, ob die Psyche irgendwelchen körperbildenden Einfluss ausüben könne. Grundsätzlich haben sich seitdem die Ansichten nicht wesentlich geändert, wenn wir auch heute die Farbe und die Dichte eines Felles nicht mehr allein aus dem Daseinskampf erklären.

Im Gegensatz dazu hat DARWIN's grosser niederländischer Zeitgenosse DONDERS eine andere Ansicht vertreten. Mit LAMARCKS Auffassungen stimmt er insofern überein, als er der Übung körperändernden Wert zuschreibt, eine Übung, die sich aus dem Willen des betreffenden Tieres ergeben soll. Als noch heute beachtenswertes Beispiel führt er die Gewöhnung der Menschheit an das Rauchen an. In den ersten Jahrzehnten seines Aufkommens habe der Tabak die Raucher erheblich mehr geschädigt als später, so dass es zu einer Anpassung gekommen sein müsse ¹⁾. DONDERS wendet sich gegen die damals übliche teleologische Erklärung naturwissenschaftlicher Tatsachen und hält den Willen eines Tieres für ausreichend, um sein Verhalten durch Ursachen zu begründen.

¹⁾ Was A. BLUHM (1932) in ihren Arbeiten über erworbene Giftfestigkeit studiert, betrifft dasselbe Problem.

Der Willen betrifft die Entscheidung für ein Ziel und das Streben nach ihm. Auch wenn es keine Seelenkunde gäbe, wurde beides einem aufmerksamen Beobachter der Tierwelt auffallen; denn es gibt da Verschiedenheiten. Diese sind hier wichtig, während wir die Frage offen lassen, ob das Wählen und das Suchen der Tiere einer Fähigkeit zugeschrieben werden müsse, die dem menschlichen Willen entspricht.

Durch die Vererbungsforschung ist bekannt geworden, dass manche Wärmegrade Mutationen auslösen können. Über die Stammesgeschichte lässt sich aber erst dann urteilen, wenn entschieden ist, dass Tiere, die irgendwo Wärme kennen gelernt haben, sie aus eigenem Antrieb aufsuchen. Denn ausser dem erzwungenen Streben nach Wärme, das der erregenden Wirkung der Kälte zugeschrieben werden muss, gibt es höchst wahrscheinlich auch ein freiwilliges, von der Erinnerung bedingtes Suchen nach Wärme. Wenn das zutrifft, liegt die entscheidende Ursache für eine Umbildung des Körpers nicht in den Kräften ausser ihm, sondern in ihm selbst und vielleicht in seiner Seele.

Dazu sei als Beispiel das Streben der Hunde nach dem Zimmer angeführt. Sie können ohne Zweifel im Freien leben. Aber sie kennen die Wohnung und die weiche Schlafkiste, die sie nach ihren Fähigkeiten zu erreichen bestrebt sind. Damit gehen sie über das zur Erhaltung des Daseins Notwendige hinaus, eine Tatsache, die besondere Hervorhebung verdient ¹⁾.

Voraussetzung für jegliches Streben ist ein Gedächtnis. Wo dieses wirkt, löst es im einfachsten Fall Zugriff oder Flucht aus, was beim Urteil über den Kampf ums Dasein nicht übersehen werden darf. Die Gedächtnisleistungen sind in den einzelnen Tiergruppen verschieden, so dass wir überlegen müssen, welche Rolle sie bei der Auseinandersetzung der Lebewesen mit der Umwelt spielen und welche Folgerungen sich daraus für die Fragen nach der Veränderung der Arten ergeben.

Wenn sich bei hoher Gedächtnisleistung ein Streben ergibt,

¹⁾ Wir haben indessen keinen Grund anzunehmen, dass der vor der Tür bellende Hund auch nur eine einigermaßen genaue Erinnerung an Form oder Beschaffenheit seiner Schlafkiste hat. Wahrscheinlich treibt ihn nur Unruhe und Erregung, nicht die Erinnerung an besondere Eigenschaften des Zieles auf die Wege, die er kennt. Solange man vor einem Hund einen einzigen Gegenstand verbirgt, kann man ihn zielsicher suchen sehen. Zwei Gegenstände pflegt er auch zu suchen; aber ohne Ordnung und Regel. Also erinnert er sich wohl daran, dass etwas verborgen wurde, ohne zu behalten, was es war (FISCHEL, 1933 a).

sind die das Handeln betreffenden Fähigkeiten, die dabei eingesetzt werden können, wieder je nach Tiergruppe verschieden. Das kann Umwelteinflüsse, denen ein Tier sich aussetzt oder entzieht, bestimmen und für stammesgeschichtliche Betrachtungen wichtig sein.

Von dem, was ein Tier in seiner Umwelt wahrnimmt, kann manches zum Ziel werden. Um dieses zu erreichen, muss gehandelt werden. Beides, also Zielsetzung und Handeln in der Tierwelt ist das eigentliche Forschungsgebiet der Verhaltensforschung, deren Ergebnisse die Möglichkeiten eines Seelenlebens zu erörtern gestatten. Die Verschiedenheiten, die es bei beidem gibt, können auch stammesgeschichtliche Probleme zu lösen helfen.

II.

Die Anneliden sind die niedersten Tiere, die Assoziationen bilden können¹⁾. Diese betreffen aber nur die Wahrnehmungen, nicht das Handeln, was auch für alle Mollusken gilt. Ein Regenwurm wie auch eine Schnecke ist imstande, sich an das zu erinnern, was in Zusammenhang mit nützlichen oder schädlichen Einwirkungen wahrzunehmen war. Wenn wir von den propriozeptiven kinaesthetischen Gewohnheiten absehen, behalten sie indessen nicht, was sie in der erregenden Lage getan haben. Das Gedächtnis löst den Tieren geläufige Bewegungen aus (z.B. Fressbewegungen), ohne indessen auf ihre Form Einfluss zu haben²⁾.

Ohne weiteres ist klar, dass schon diese niederste Erinnerungsleistung den darin besonders befähigten Tieren beim Kampf ums Dasein zum Nutzen gereichen kann. Nehmen wir an, dass die Beute eines im Felsspalt sitzenden Polychaeten stets Schatten vorauswirft. Nach den Ergebnissen von COPELAND (1930) dürfen wir folgern, dass das behalten wird und dass der Wurm infolgedessen bei jeder Lichtverminderung anfängt umherzutasten.

¹⁾ Trotz aller Einwände gegen die nach ihm benannte Lerntheorie halte ich es für richtig, das eingebürgerte Wort „Assoziation“ beizubehalten. Man muss sich nur klar sein, dass es ausschliesslich beschreibt, es ist „nur ein Name für die Tatsache, dass gestaltetes Geschehen eine Spur zurücklässt“ (WOLFGANG KÖHLER, 1933, S. 186).

²⁾ Es sei mit allem Nachdruck betont, dass das auch von dem so oft angeführten gebrannten Kind gilt. Sein Lernen betrifft ausschliesslich Wahrnehmungen und keine besonderen Handlungen.

Dadurch bekommt Futter, das in Zusammenhang mit andern Einwirkungen in die Umwelt des Tieres tritt, eine Vorzugsstellung. In stillem oder bewegtem Wasser, im Schlick oder im Sand, zwischen Gestein oder treibendem Tang gibt es nun nicht nur verschiedene Ernährungsmöglichkeiten, sondern auch verschiedene mit ihnen zusammenfallende Begleiterscheinungen. Das muss zu Unterschieden in der Ernährung ursprünglich artgleicher Tiere führen und kann Anpassungen bedingen. Diese Anpassungen wären dann nicht nur der Auslese, sondern vor allem dem Erinnerungsvermögen der betreffenden Tiere zuzuschreiben.

Wahrnehmung und Erinnerung wirken bei ihnen untrennbar zusammen. Wenn Trockenheit eine Schnecke zum Kriechen anregt, brauchen wir nicht auf Erinnerung an Feuchtigkeit zu schliessen. Licht und Schatten, Wärme, Sauerstoff und ähnliche Einflüsse bestimmen die Form ihres Verhaltens, nicht das Gedächtnis, das nur beim Annehmen oder Ablehnen eines Zieles, von dem die Tiere geradezu überrascht werden, eine Rolle spielt ¹⁾.

Im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte können wir also über Ziel und Handeln dieser Tiere sagen:

Anneliden und Mollusken erreichen ihre Ziele ohne Mitwirkung des Gedächtnisses, das allein beim Wiedererkennen eine Rolle spielt. Dadurch kommt es zu einer Auswahl unter den Umwelteinflüssen, die auf die betreffenden Tiere einwirken.

III.

Arthropoden und Wirbeltiere können behalten, was sie in bestimmten Lagen getan haben. Für Krebse has das als erster

¹⁾ In seiner jüngsten Schrift über „das Ganzheitsproblem“ (Halle 1933) sagt O. KOEHLER (1933), dass die Einstellungsweise niederer Tiere wechseln kann (S. 171). Nach einem Hinweis auf das je nach dem Entschluss sich ändernde Verhalten der Menschen heisst es dann: „Und so tut es das Tier mit grösserer oder geringerer Freiheit“. Es liegt nun nahe zu vermuten, dass die Fähigkeit zum Umstellen des Verhaltens schon den niedersten Lebewesen gegeben ist, während auf höherer Entwicklungsstufe das Gedächtnis diese Umstellungsmöglichkeit ausnutzt. Hier bei Anneliden und Mollusken könnte die Wirkung des Erinnerns auf die Phobotaxis beschränkt sein, während die anderen Einstellungsweisen von ihr nicht betroffen würden. Es fehlt an Untersuchungen, in denen sowohl die Orientierungsweise als auch der Gedächtniseinfluss studiert ist.

YERKES durch seine bekannten Versuche mit *Cambarus affinis* festgestellt. Von echten Wahldressuren berichtet ferner AGAR, dessen Versuchstiere einen schwarzen von einem weissen Kriechgang unterschieden und sich nach der jeweiligen Stellung der Dressurmerkmale gerichtet haben.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Erregungen ¹⁾ denen die Tiere während der Dressur ausgesetzt sind, als die eigentliche Ursache des Lernens gelten müssen. Wie Reiz und Erregung später nachwirken, lässt sich vorläufig noch ebenso wenig erklären, wie ihr Einfluss auf die Bewegungen. Das mag der Grund dafür sein, dass es für das Behalten und Lernen sehr viele Bezeichnungen gibt. Ob Assoziationen gebildet oder Engramme ekphorisiert werden, ob ein Merkmal zum Wirkmal wird (HEKKILL), ob ein bedingter Reflex entsteht oder ein „Vektor“ auf ein Ziel sich bildet (LEWIN), das alles ist mehr eine Angelegenheit des Benennens als des Erklärens. Ob die Affekte die Ursachen des Behaltens sind, oder das Erleben von Beziehungen oder gar das Wahrnehmen von Gestalten den Gedächtnisinhalt formt, ist nach wie vor eine offene Frage. Nach den Unterscheidungen von SELZ (1922) kann die Erinnerungsleistung eine „Komplexergänzung“ sein, womit sich das Verhalten der Anneliden und Mollusken erklären liesse. Das Erinnern an früheres Wahrnehmen oder Handeln nennt SELZ eine „Wissensaktualisierung“. Nach WATSONS Auffassung würde sie von der „Häufigkeit und Frische“ der tierischen Erlebnisse abhängen.

Andere Forscher unterscheiden Gedächtnisleistungen der Sinne und der Bewegungen. PIÉRON (1910) spricht von einer „mémoire sensorielle“ und einer „mémoire motrice“. Ähnlich umschreibt Mc DOUGALL (1923) „habits of mind“ und „habits of body“. Im Anschluss an die Überlegungen von BERGSON betont er, dass Gewohnheit als das Wiederholen eines Vorganges von der eigentlichen Gedächtnisleistung, also dem Erinnern an die Vergangenheit unterschieden werden müsse.

Keine Erklärung der tierischen Gedächtnisleistung ist allgemein anerkannt worden. Wie ein Lebewesen seine Eindrücke verarbeitet, kann erst befriedigend erörtert werden, wenn festgestellt ist, was dabei eine Rolle spielt. Für stammesgeschichtliche Betrachtungen steht allein die zweite Frage in Rede, wenn es auch keineswegs ausgeschlossen ist, dass Vorgänge innerhalb der Psyche körperändernd wirken. Die Verhaltensforschung, die als Seelenkunde betrieben wird, sucht vor allem festzustellen, was ein Tier von seiner Gegenwart und Vergangenheit berücksichtigt und wie es dann handelt.

¹⁾ Mit Erregung meine ich hier nicht nur die Reizung von Sinneszellen bei einer Wahrnehmung, sondern auch alle weiteren Folgen des Reizes, z.B. starkes Atmen, heftiges Bewegen der Glieder, Knurren, Flügelschlagen, kurz einen Zustand der Aufregung, der beim Menschen der Ausdruck von Affekten sein kann.

Wo die Erinnerung bei höheren Lebewesen für die Form der Tätigkeiten etwas bedeutet, wirkt sie als Führer, welche Rolle bei weniger leistungsfähigen Tieren allein den Vorgängen in der Aussenwelt zukommt. Erst durch jenes Wirken des Gedächtnisses wird geregeltes Aufsuchen bestimmter Futterplätze, die dem Tier bekannt geworden sind, möglich gemacht; es entstehen Gewohnheiten ¹⁾.

Da das Gedächtnis nur in Zusammenhang mit Wahrnehmungen Einfluss hat, wie es bei Menschen geschehen kann, die durch den bunten Briefkasten an einen vergessenen Brief erinnert werden, ist jedes Streben über die Grenzen des unbedingt Notwendigen hinaus unmöglich. Der Krebs, den man in YERKES' Dressurkasten aufs Trockene bringt, kommt mit dem Erreichen des Wassers zur Ruhe.

Weil der Fuchs nur gebundene Erinnerung hat, wird er den heimatlichen Wald vergessen, wenn man ihn fängt und an einer fernen Stelle aussetzt, wo er seine Bedürfnisse vollauf befriedigen kann. Er geht nur so weit, wie Hunger, Durst, Kälte oder Brunst ihn treiben. Wo vor einem Ziel ein Hindernis steht, umgeht er es entsprechend seinen Erfahrungen. Alles, was bis heute von Tatsachen bekannt geworden ist, zeugt von ganz vorzüglicher gebundener Gedächtnisleistung bei Raubtieren. Es gibt keinen Grund, ihnen noch höhere Gedächtnisleistung zuzuschreiben.

Neuerdings hat man bei der Beschreibung der Arten Rassenkreise aufgestellt, in denen die „geographischen“ Einflüsse das Aussehen der Tiere bestimmen (RENSCH). Damit ist aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass höhere Tiere irgendwie

¹⁾ Die Form oder Art einer Bewegung wird nicht vom Willen sondern vom Verstand bestimmt. WEISMANN (1906. S. 120) erzählt, dass er gewohnheitsgemäss immer noch den Schlüssel einer alten Taschenuhr gesucht habe, als er im Besitz einer neuen Uhr ein solches Werkzeug nicht mehr nötig gehabt habe. Er meint nun, dass die vorher vom Willen ausgelösten Bewegungen instinktiv ausgelöst worden wären, und behauptet dann weiter, dass die Instinkte aus dem Willen entstanden seien. Hier wird der Entschluss zum Handeln und das Ausführen der Tätigkeit ohne Weiteres gleichgesetzt. Für die Stammesgeschichte ist Frage nach dem Warum des Handelns wichtiger, als die Frage nach dem Wie. Auf letzteres kann die Auslese wirken, weil der geschicktere Kletterer überlebt. Warum aber geklettert und kein Erdloch aufgesucht wird, was beides schützen könnte, versteht man aus dem Wirken der Auslese nicht. Zufälle, Gewohnheit und Streben sind hierbei entscheidend.

ablehnend oder annehmend in die Gestaltung ihrer Umwelt selbst eingreifen. Dass diese zu gleitender Rassenänderung führt, ist nicht zu bestreiten. Der Vergleich der erdlebenden Insectivora mit den Chiroptera beweist ohne Weiteres die rassensbildende Wirkung der „Sonderbiotope“. Damit sind aber die Anpassungen, deren Entstehen einem anderen Problem als der Artbildung angehören soll (RENSCH, 1933, S. 79) nicht erklärt. Denn wer nur fragt, wie die Umwelt wirkt, und nicht untersucht, wie ein Tier in sie hineingerät, der kann die eigentliche Ursache der Artänderung übersehen.

Dass die Eichhörnchen im Gegensatz zu anderen Nagern Baumbewohner sind, lässt sich sehr wohl aus einer Gewohnheit ableiten. Sie könnte unter dem Einfluss eines verfolgenden Feindes zustande gekommen sein. Da Gewohnheiten ohne Weiteres künstlich herbeigeführt werden können, ist das in Rede stehende Problem dem Versuch zugänglich. Es wäre nötig eine Gruppe von Mäusen auf Verstecke unter dem Boden, eine andere auf hochgelegene Zufluchtsstätten zu dressieren. Würden beide Gruppen in einer Einrichtung mit beiden Verstecken ihre Gewohnheiten beibehalten? Da Gewohnheiten ohne Übung verloren gehen, müsste das Handeln der Tiere durch einen verfolgenden Feind erzwungen werden.

Der von KRUMBIEGEL (1932) beschriebene Übergang des *Carabus nemoralis* vom Nacht- zum Tagtier beweist nicht, dass etwas entsprechendes bei Wirbeltieren vorkommt. MAYR (1926) hat in seiner Untersuchung der Ausbreitung des Girliuz (*Serinus canaria serinus*) nichts von veränderter Lebensweise mitgeteilt.

Mit dem Eindringen in eine veränderte Umwelt sind jedem Lebewesen neue Handlungsmöglichkeiten gegeben. Das muss unter gleichen „geographischen“ Einflüssen zu verschiedenen Verhaltensweisen führen, und zwar einfach deshalb, weil alle Tiere unter ihnen wählen. Die Zweifussigkeit gilt sowohl bei Reptilien als auch bei Säugern als Vorstufe des Fliegens. Jene lässt sich auf häufiges Springen zurückführen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach betrifft das Wählen der Reptilien nur den Aufenthaltsort, an den sie ursprünglich geradezu verschlagen worden sind. Sie suchen ihn dann unter Verschmähung anderer Plätze wieder auf und werden hier je nach Umständen zum Springen oder anderem Handeln gezwungen. Auch das wird zur Gewohnheit. Da sie aber, wie meine Versuche mit Eidechsen vermuten lassen (FISCHEL, 1933 b), nur

unter dem unmittelbaren Einfluss eines Zieles handeln, ist ihr Lernen weiter nichts als das Behalten einer Fortbewegungsart. Das kann zu allmählichem Umbilden des Körpers führen, wie es für den Fuss BÖKER (1929) von den Leguanen *Polychrus* und *Otocryptis* beschreibt. Ebenso ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die verschiedenen Weisen des Fliegens bei fossilen Reptilien auf das Behalten verschiedener Fortbewegungsweisen zurückgeführt werden müssen. Nach ABEL (1930) entspricht der Bau der Flügel des *Ramphorhynchus* denen der Vögel. In Gegensatz dazu lässt sich das Fliegen des *Pterodactylus* mit dem der Chiropteren vergleichen.

All das sind Vermutungen, die der Nachprüfung durch den Versuch bedürfen und die ich auseinandersetze, um die Notwendigkeit engerer Zusammenarbeit zwischen der Seelenkunde und der Ökologie der Tiere zu betonen.

Die Gewohnheiten der Säugetiere sind mehr als das Festhalten an einer wiederholt erfolgsbringend gewesenen Fortbewegungsweise. Ein Hund wird auch dann hinter einen Zaun laufen, wo er einmal Futter gefunden hat, wenn es nicht im Blickfeld liegt. Gewohnheitsbedingtes Handeln wird also nicht nur unmittelbar vor den Zielen, sondern unter der Wirkung von allen bekannten Wahrnehmungen ausgeführt. So kann das Tier sich durch eigene Entscheidung bestimmten Umwelteinflüssen aussetzen oder entziehen. Diese sind die eigentlichen Ursachen des Artenwandels. Mit der Feststellung solcher Ursachen kann man die Arbeit des Biologen beendet sein lassen. Da aber die psychischen Fähigkeiten darüber entscheiden, welche Einflüsse zur Wirkung kommen, ist es nicht möglich, allein aus ihnen die Stammesgeschichte zu erschliessen.

Da Gewohnheiten erworbene Eigenschaften sind, kommen wir ohne Weiteres auf die Gedanken von LAMARCK. Die Ahnenreihe der Pferde muss aus einer Gewohnheit der Urformen, sich vor Feinden durch schnelles Laufen zu retten, zurückgeführt werden. Dass plötzlich ein „Bedürfnis mehr und weiter zu springen als bisher“ aufgetaucht sein soll, ist eine wenig überzeugende Vermutung BLEULER's (1933).

Für das Entstehen einer Gewohnheit kann man nur das Zusammenwirken von Umwelt, Daseinskampf und Zufällen verantwortlich machen. Das Verhalten wird also geradezu erzwungen. Ist dann einmal die Richtung eingeschlagen, so muss sie zu Besonderheiten der Entwicklung führen, denn der Kampf

ums Dasein hört ebenso wenig auf, wie das Lernen. Im Wald, in der Steppe und im Gebirge gibt es sicher mehrere, wenn auch vielleicht nicht gerade viele Möglichkeiten, das Leben zu führen. Es sei auch eine Lebensweise genannt, die es heute nicht mehr gibt, nämlich die des *Chalicotherium* und der *Moropus*. Das waren (nach ABEL, 1930) Steppentiere, die durch Wühlen im Boden Nahrung suchten, wobei sie den Kopf schnüffelnd in die Erde gedrückt haben. Gewiss ist das unter den „geographischen“ Einflüssen in der Steppe zustande gekommen. Aber ebenso wenig lässt sich bestreiten, dass es nur eine der dort möglichen Lebensweisen ist, die durch Gewohnheitsbildung entstanden sein kann.

Auf diese Weise lassen sich die Verwandtschaftsreihen bei den Nagern und den Huftieren verstehen, die oft als Beispiele für Orthogenese angeführt werden. Sie anzunehmen wird überflüssig, wenn die Gewohnheiten dem Werden der Arten eine Richtung geben.

Dass es sich in diesen Zusammenhang nur um das Einhalten, nicht um das Aufsuchen oder Erstreben einer besonderen Umwelt oder Lebensform handelt, muss besonders betont werden. Unser Wissen von den Zielen der Tiere zwingt uns anzunehmen, dass die ersten der in Rede stehenden Wesen durch innere oder äussere Einflüsse in eine veränderte Umwelt geradezu hineingetrieben wurden. Erst hier fiel die Entscheidung für bestimmtes Tun oder Lassen.

Ob die nun zur Wirkung kommenden Umwelteinflüsse durch somatische Induktion wirkten oder Zufallsmutationen auslösten, bleibe dahingestellt. Der Vererbungsforscher muss die Entwicklungsmöglichkeiten zeigen, die in einem Lebewesen stecken. Der Systematiker findet, was verwirklicht worden ist. Wie weit ein Tier selbst als handelndes Subjekt an seinem Schicksal mitwirkt, untersucht die Seelenkunde.

Man muss sich klar machen, ein wie vielgestaltiges Leben durch Gewohnheiten zustande kommen kann. Von den Instinkten sei hier ganz abgesehen; denn aus den Gewohnheiten haben sich höhere Fähigkeiten entwickelt, aus jenen aber nicht.

Gewohnheitsbildung kann als die zweite Hauptstufe der psychischen Entwicklung der Tiere gelten. Kurz gesagt haben wir folgende Tatsache und Folgerung:

Arthropoden und Wirbeltiere können Ziele durch erinnerungsbedingtes Handeln erreichen. Dabei ent-

stehen Gewohnheiten, die dem Artwandel Stetigkeit und Richtung geben.

IV.

Bei den meisten Tieren ist der Trieb die Ursache allen Handelns, den man immer auf körperliche Einflüsse zurückführen kann. Zur Befriedigung des Hungers gibt es indessen zahlreiche Möglichkeiten und man sieht viele Tiere unter ihnen wählen. Hunde nehmen aber ohne Weiteres ein eben verschmähtes Futter, wenn das bessere, das sie gelockt hat, aus dem Wahrnehmungsbereich verschwunden ist, und keine assoziierbaren Merkmale die Erinnerung wachhalten. Durch Füttern in zwei gleichen Kästen verschiedenen Inhaltes kann man das leicht beobachten. Ziegen leisten in dieser Hinsicht mehr als Hunde. Wenn der Zufall sie an den Kasten mit dem minder beliebten Futter führt, wenden sie sich dem anderen zu, verzehren dessen Inhalt und dann noch den weniger beliebten Bissen in dem zuerst gefundenen Behälter. Das sind durch Versuche feststellbare naturwissenschaftliche Tatsachen, die einen Unterschied zwischen Ziegen und Hunden zeigen. Man hat Grund zu der Vermutung, dass er zwischen allen pflanzen- und fleischfressenden Säugetieren besteht, soweit sie systematisch auf die Insektenfresser folgen. Indessen ist das noch keineswegs gesichert; auf welche Tiergruppen die uns heute bekannten psychischen Fähigkeiten eingeschränkt werden müssen, ist für kein einziges Beispiel sicher festgestellt.

Das Suchen der Ziege muss auf freie Erinnerung zurückgeführt werden, deren Bedeutung in der Natur nicht gering sein kann¹⁾. Dabei ist es belanglos, ob die Gemse, die in den Bergen nach einer Pflanze sucht, sich diese vorstellt, ob sie an sie denkt,

¹⁾ In WOLTERECK's Lehre vom Wesen und der Entwicklung der Organismen spielt die „End-Vorstellung“ eine entscheidende Rolle. Sie soll als „Leiterregung“ allem Geschehen die Richtung geben. Weil beim Streben der Tiere nach Zielen deutliche Unterschiede zu beobachten sind, muss man annehmen, dass die einen Tiere von einer Zielerinnerung, andere aber nur vom Hunger zum Handeln angeregt werden. Eine „Leiterregung“ kann man eigentlich nur den ersteren zuschreiben. Gewiss drängt manche Tatsache zu der Vermutung, dass die Entwicklung der Tiere zielstrebig ist. Zu ernsthaftem Prüfen dieses Gedankens gehört aber Kenntnis der Ziele des tierischen Handelns, wozu die Tierseelenkunde noch lange nicht genug Versuchsergebnisse gebracht hat.

ob sie behaltene Eigenschaften mit vorgefundenen vergleicht oder ob ihr Erinnern Gesichts- oder Geruchswahrnehmungen betrifft. Entscheidend ist nur, dass bei der Futterwahl auch Dinge ausserhalb des Wahrnehmungsbereiches eine Rolle spielen. Wahrscheinlich – ein Versuch steht noch aus – ist die freie Erinnerung nicht auf Nahrungsziele beschränkt. Wenn sie auch Verstecke, sonnige Plätze und was sonst noch im Leben des Tieres wichtig sein mag, betrifft, gestaltet dieses einen sehr wesentlichen Teil seines Lebens durch eigene Entscheidung. Die Schauplätze des Daseins können in Beziehung zu fernen anderen Orten gewählt werden. Damit ist der auslesenden Wirkung von Zufällen noch mehr Einfluss entzogen als es schon durch die Gewohnheit der Fall war. Jetzt ist nicht nur das Wählen, sondern auch das Streben für das verantwortlich, was auf den Körper einwirkt. Der Daseinskampf ist nun mehr als der von aussen wirkende Züchter, von dem DARWIN spricht.

Freie Erinnerung kennt man bei rabenartigen Vögeln, pflanzenfressenden Säugern und Affen. Mit dem Erwägen der Bedeutung dieser Fähigkeit können wir nun an die Ausgangsfrage wieder anknüpfen: ist es möglich, dass die Psyche den Körper ändert?

Wir wissen, dass es Anpassungen gibt. Wenn nun ein Tier infolge eigenen, ihm nicht aufgezwungenen Strebens besondere Lebensbedingungen aufsucht und sich unter ihrem Einfluss ändert, ist das eine mittelbare Folge seiner psychischen Fähigkeit. Jetzt gilt auch die Meinung von DONDERS, dass der Willen die Formen bestimme, wenn wir unter Willen nicht nur das Entscheiden für ein Ziel sondern auch das Streben nach ihm begreifen.

Aus diesen die Stammesgeschichte betreffende Überlegungen ergibt sich ohne Weiteres die Forderung nach weiteren Versuchen. Handelt die Giraffe heute noch wie vielleicht einstmals ihr Urahn auf Grund freier Erinnerung an besonders schmackhafte Blätter? Wenn das der Fall ist, erscheint LAMARCKS Paradebeispiel in ganz neuem Licht. Das Tier hat dann durch sein Streben nach besonderem Futter eine eigenartige Verhaltensweise erworben und beibehalten, die im Zusammenspiel mit der Auslese zu der heutigen Gestalt geführt hat.

Ferner ist noch zu bedenken, dass bei den in den vorigen Abschnitten besprochenen Tieren nur die Gegenwart und die Vergangenheit das Verhalten bestimmen. Allein der Trieb war die

Ursache des Handelns. Zu ihm kommt nun als eine weitere Ursache tierischer Tätigkeit das noch in der Zukunft liegende Ergebnis, das auf Grund der freien Erinnerung zum Ziel wird.

Für die dritte Stufe stammesgeschichtlich bedeutsamer psychischer Fähigkeiten kann nun zusammengefasst werden:

Höhere Wirbeltiere streben nach Zielen ausserhalb des Sinnesbereiches. Das kann freiwilliges Unterziehen unter bestimmte Einflüsse zur Folge haben.

V.

Bei einsichtigem Handeln wird das Ergebnis ohne längeres Probieren zufälliger Handlungsmöglichkeiten erreicht ¹⁾. Dazu gehört das Umgehen oder Beseitigen von Hindernissen und der Stockgebrauch der Affen. Wir haben es also mit dem Handeln, nicht mit den Zielen als einer überlegenen Fähigkeit zu tun. Im Hinblick auf die Ziele gilt für die Affen im Wesentlichen dasselbe wie für die eben besprochenen Tiere.

Auch Hunde können den oft angestellten Bindfadenversuch gut beherrschen, was aber nicht dazu zwingt, ihnen Einsicht zuzuschreiben. Die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit zeigen sich deutlich, wenn man zwei Fäden mit verschiedenen Lockmitteln vorlegt. Dann kommt es vor, dass an einem Faden gezogen wird, der das erstrebte Ziel nicht bringt. Wenn es z.B. Brot ist, das ein Hund aus 25 cm Entfernung herbeigescharrt hat, so lässt er es einfach liegen, müht sich am anderen Faden, der ihm nun wirklich das ersuchte Fleisch bringt, frisst es und nun auch noch das eben verschmähte Brot. Der Hund hat also nicht voraussehen können, welche der beiden Handlungsmöglichkeiten ihm das gewünschte Ziel bringen würde. Im Gegensatz dazu entscheiden sich Affen ohne weiteres für diejenige Handlung, die den erstrebten Erfolg haben wird.

Ohne weiter auf die hierher gehörigen psychologischen Fragen einzugehen, sei gesagt, dass wir den Affen (für andere Tiergruppen ist es noch strittig) eine ihr Handeln betreffende besondere geistige Fähigkeit zuerkennen müssen: die Einsicht. Ob sie durch den Besitz von Händen zustande gekommen ist, oder umgekehrt als Voraussetzung zur Ausbildung dieser Körperwerkzeuge zu gelten hat, kann erst erörtert werden, wenn Ver-

¹⁾ Das Vorkommen „guter Fehler“ widerlegt diese Ansicht nicht. Beim Menschen spielt die Zukunft eine Rolle, beim Hund nur die Vergangenheit. Insbesondere ist das, was der Schimpanse von der Zukunft berücksichtigt, unvollständig. So zieht er die Biegsamkeit des Strohhalmes nicht in Betracht, wenn er ihn durchs Glitter steckt und als „Stockersatz“ zu benutzen sucht.

suche mit Halbaffen vorliegen. Was bis heute von ihnen bekannt ist, gibt kein klares Bild.

Einsicht bedeutet ohne Weiteres Zeitgewinn. Wo ein Ziel nur auf Umwegen erreichbar ist, erlangt es der Affe nicht nur wegen seiner körperlichen Überlegenheit schneller als andere Tiere. Seine Kraft wird also nicht in dem Masse für den Nahrungserwerb beansprucht, wie wir es bei Raubtieren annehmen müssen. Und dass der Zeitgewinn tatsächlich zu Handlungen ausgenutzt wird, die sich mit dem Sport oder den Spielen der Menschen vergleichen lassen, lehren die Beobachtungen KÖHLERS auf Teneriffa. Die Schimpansen sind auch im Spiel erfindungsreich, was man von Hunden oder Katzen nicht behaupten kann.

Durch einsichtiges Verhalten und freie Erinnerung können die Affen leichter und schneller als andere Tiere das Beste von dem erreichen, was sie kennen. Wenn es sich um Wohnplätze oder Futterstellen handelt, muss das zu Auseinandersetzungen mit Artgenossen führen, die anders zu beurteilen sind als der Futterneid, den wir bei Hühnern oder Raubtieren kennen. Diese können – weil es das bei ihnen nicht gibt – im Streben nach dem fernen Besten nicht mit Ihresgleichen in Streit geraten. Bei den Affen bekommt die Auslese durch solchen Wettstreit einen neuen Angriffspunkt, der in der Entwicklung der Menschheit entscheidend wird. Es ist vor allem ihr Streben, das zwischen Menschen Gegensätze schafft ¹⁾.

Es ist selbstverständlich, dass höhere Tiere wie auch Menschen nicht bei allen Handlungen ihr volles Können einsetzen. Was in den vorhergehenden Abschnitten von niederen Fähigkeiten gesagt wurde, trifft auch für die höchsten Lebewesen zu, bei denen das Neue zu dem schon Vorhandenen bereichernd hinzutritt.

¹⁾ Menschen müssen versuchen, zwischen Ziel und Handeln ein möglichst günstiges Verhältnis herzustellen. Ziegen haben Ziele ausserhalb des Wahrnehmungsgebietes, können aber nicht behalten, welches Handeln zu ihnen hinführt. Die Bedeutung des noch fernen Zieles ist also stammesgeschichtlich älter als die Bedeutung der noch nicht ausgeführten Handlung. Krankhaftes Streben nach unerreichbaren Zielen, wie es in der Hysterie vorkommt, kann als psychischer Atavismus verstanden werden. Menschen reagieren nicht, sondern greifen an. Zum Verstehen der Beziehung zwischen Erbgut, Umwelt und Persönlichkeit ist deshalb Kenntnis der Beziehung zwischen Ziel und Handeln nötig, zumal beide erst auf hoher Entwicklungsstufe in die günstigste Beziehung zueinander gekommen sind.

DARWIN hat angenommen, dass die Erhaltung des Daseins die vornehmste Aufgabe der Tiere sei. Nach den Ergebnissen der Verhaltensforschung müssen wir aber darüber hinausgehen und den höheren Tieren mehr zuerkennen. Denn sie tun mehr als zur Unterhaltung des Stoffwechsels nötig ist, womit die Anfänge eines Lebens gefunden wären, das nicht nur erhalten, sondern auch gestaltet wird.

Schon vor Jahren hat HOBHOUSE eine Entwicklungsgeschichte des Geistes geschrieben. Nach ihm verschiebt sich die Ursache der Korrelation zwischen Organismus und Umwelt allmählich von ererbten Instinkten auf die Erfahrungen des Einzelwesens. Gleichzeitig wird alles Handeln immer weniger von „biologischen“ und steigend mehr von „geistigen“ Vorgängen bestimmt. Das steht im Gegensatz zu BLEULER's Meinung, der ohne Weiteres behauptet, dass die Entwicklung der Arten eine zielgerichtete Funktion sei. Wer sagt, dass sie es wird und nicht schon von vornherein ist, trifft die Bedeutung der Handlungsziele sehr viel besser.

Auf sie bezogen lassen sich die tierischen Verhaltensweisen am besten vergleichen. Für die letzte Stufe gilt also:

Die Affen können Ziele durch einsichtiges Handeln erreichen. Dadurch bedingt nicht nur das Erhalten, sondern auch das Gestalten des Daseins den Artwandel.

VI.

Aus allen hier beschriebenen Ansichten lassen sich leicht Versuche ableiten, die sowohl die Seelenkunde, als auch die Stammesgeschichte bereichern werden. Diese letztere ist ohne Weiteres durch das Zusammenwirken vieler Vorgänge geformt worden, keineswegs allein durch eine auch auf den Körper wirkende Mneme, was WEISMANN (1906) schon vor Jahren gegen SEMON eingewandt hat. Gewiss kann das Vorkommen „gerichteter genotypischer Veränderungen unter dem Einfluss der Umwelt“ (JOLLOS, 1931), die Geschichte der Tiere nicht verständlich machen, weil es sich nur um eine Verschiebung der Fragen der Artbildung auf eine Frage nach der Herkunft der Richtung handelt. Hier liegt aber der Gedanke an Orthogenie näher, als die Annahme einer zielstrebigten Mneme (BLEULER). Er wird durch den Nachweis „geographisch“ bedingter Abänderung nicht ausgeschlossen; das hat WOLTERECK durch den Hinweis auf die

Formenfülle in der Tiefsee betont. Auch wird niemand die Mannigfaltigkeit der Taster männlicher Spinnen aus Umwelteinflüssen erklären wollen.

Jedem Entwicklungsdrang wirken vernichtende Einflüsse entgegen. Wo es mehrere Möglichkeiten gibt, um ihnen auszuweichen, wählen die Tiere je nach ihren Fähigkeiten. Wir können sagen, dass sie in ihrer Stammesentwicklung immer mehr vom umgestalteten Objekt zu einem Subjekt werden, das Teile seines Schicksals selbst bestimmt. Nie kann es sich allen von aussen wirkenden Einflüssen ganz entziehen. Aber es kann erst wählen und später streben.

Hier sei noch die von RENSCH erwähnte Tatsache angeführt, dass die Säugetiere der Bergmannschen Regel nicht voll entsprechen. Sie setzen sich eben nicht, wie niedere Tiere, Wind und Wetter ohne weiteres aus, sondern wissen sich auch unter schwierigen Umständen warme Verstecke zu schaffen.

Als letzte Frage taucht schliesslich die auf, ob die Seele sich aus eigener Kraft entwickele. Sie zu erörtern würde die Grenzen dessen, was die Naturwissenschaft prüfen kann, weit überschreiten.

Dass der Tierpsychologe nichts Brauchbares über die Leistungen der Beuteltiere aussagen kann, ist Beweis genug für die Lücken, die es in seinem Fachgebiet noch gibt. Gerade diese zu füllen wäre im Hinblick auf die Übereinstimmungen zwischen den Marsupialia und den Plazentalia besonders wichtig.

Was bekannt ist und beim Urteil über die Stammesgeschichte bedacht werden muss, sei als Zusammenfassung des Ganzen nochmals aufgezählt.

Im einfachsten Fall bestimmt die Assoziation von Wahrnehmungen, also das Wiedererkennen den Wert einiger Erscheinungen in der Umwelt¹⁾.

Gewohnheiten ergeben sich aus dem Zusammenwirken des Wiedererkennens und des Behaltens von Bewegungen. Das ergibt eine Stetigkeit der Lebensweisen, zu denen die betreffenden Wesen geführt worden sind.

Das Streben infolge freier Erinnerung führt die Tiere über die Grenzen des Wahrnehmungsbereiches hinaus. So wird der Artwandel eine Folge eigenen Wirkens.

¹⁾ Das entspricht der zweiten Stufe in der Entwicklungsgeschichte von HOBHOUSE, nämlich der „correlation by coexistent conditions“.

Durch Einsicht wird Energie frei, weil nur noch ein verhältnismässig kleiner Teil der Kraft der betreffenden Tiere zur Erhaltung des Lebens eingesetzt werden muss. Wenn jetzt aussere Einflüsse auf den Körper ändernd einwirken, ergeben sie sich aus dem Streben des betreffenden Tieres und den Fähigkeiten, die es dabei einsetzen kann. Das Handeln ist mehr als ein Befriedigen der Erfordernisse des Stoffwechsels und auch mehr als eine Verteidigung gegen Angriffe aus der Umwelt.

LITERATURVERZEICHNIS.

- ABEL, O., 1930. Die Methoden der paläobiologischen Forschung. Abderhaldens Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. X., p. 129-312.
- AGAR, W. E., 1927. The regulation of behavior in watermites and some other arthropods. J. Comp. Psych., vol. 7, p. 39-77.
- BLEULER, E., 1933. Die Mneme als Grundlage des Lebens und der Psyche. Naturwiss., Bd. 21, p. 100-109.
- BLUM, A., 1932. Gibt es eine erworbene, auf die Nachkommenschaft übertragbare, spezifische Giftüberempfindlichkeit? Biol. Zentralbl., Bd. 52, p. 667-673.
- BÖKER, H., 1929. Einige Ergebnisse einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Nord-Brasilien. Anat. Anz., Bd. 67 (Ergänzungsheft) p. 9-20.
- BUYTENDIJK u. FISCHER, 1932. Methoden zur psychologischen Untersuchung wirbelloser Tiere. Abderhaldens Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden. Abt. VI, Teil D.
- COPELAND, M., 1930. An apparent conditioned response in *Nereis virens*. J. comp. Psych., vol. 10, p. 339-354.
- DARWIN, CH., 1873. The expression of emotions in man and animals. London.
- DONDERS, 1848. De harmonie van het dierlijk leven. Utrecht.
- FISCHER, W., 1933a. Das Verhalten von Hunden bei doppelter Zielsetzung und doppelter Handlungsmöglichkeit. Z. vergl. Physiol., Bd. 19, p. 170-182.
- , 1933b. Über bewahrende und wirkende Gedächtnisleistung. Biol. Zentralbl., Bd. 53, p. 449-472.
- HOBHOUSE, L. T., 1926. Mind in evolution. 3. Aufl. London.
- HUNTER, W. S., 1913. The delayed reaction in animals and children. Behav. Monogr., vol. 2, Serial Nr. 6.
- JOLLOS, V., 1931. Genetik und Evolutionsproblem. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges.
- KOEHLER, O., 1933. Das Ganzheitsproblem in der Biologie. Schriften der Königsberger Gelehrten Gesellschaft, Bd. 9, Heft 7.
- KÖHLER, WOLFG., 1933. Psychologische Probleme. Berlin.
- KRUMBIEGEL, I., 1932. Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jb. (Systematik), Bd. 63, p. 131-280.
- , 1933. Untersuchungen über Körpergestalt und Wärmehaushalt der Säugetiere. Biol. Zentralbl., Bd. 53, p. 123-148.
- LEWIN, K., 1917. Die psychische Tätigkeit bei der Hemmung von Willensvorgängen. Z. Psychol., Bd. 77.

- MAYR, E., 1926. Die Ausbreitung des Girlitz. Journ. f. Ornith., Bd. 74, p. 571-671.
- Mc DOUGALL, W., 1923. An outline of psychology. London.
- PIÉRON, H., 1910. L'évolution de la mémoire. Paris.
- RENSCH, B., 1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., p. 1-83.
- SELZ, O., 1922. Zur Psychologie des geordneten Denkens und des Irrtums. Bonn.
- WATSON, J. B., 1914. Behavior, an introduction to comparative psychology. New York.
- WEISMANN, A., 1906. Semons Mneme und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. Rassenbiol., Bd. 3.
- WOLTERECK, R., 1932. Grundzüge einer allgemeinen Biologie. Stuttgart.
- YERKES and HUGGINS, 1903. Habit formation in the crawfish *Cambarus affinis*. Harvard psychol. stud., vol 1, p. 565-577.
-

BEITRÄGE ZUR HISTOLOGIE UND MORPHOLOGIE DES OSPHRADIUMS

VON

H. A. STORK.

(AUS DEM ZOOLOGISCHEN LABORATORIUM DER UNIVERSITÄT UTRECHT).

1. MATERIAL UND UNTERSUCHUNGSMETHODE.

Das bei den folgenden Untersuchungen verarbeitete Material stammt zum Teile aus dem Zoologischen Institut zu Utrecht. Es sind die Präparate von *Sphaerium corneum* L., *Pisidium henslowanum* Shepp. und *Calyculina lacustris* Müll. Die Tiere waren in einer Mischung von 95 Teilen gesättigter Sublimatlösung und von 5 Teilen Essigsäure (30 %) fixiert worden. Die Schnitte waren 10 μ dick und mit Pikrokarmin gefärbt, während mit Pikroindigokarmin nachgefärbt worden war (v. D. WILLIGEN, 1920).

Die übrigen Lamellibranchia (*Cardium edule* L. und *Macra subtruncata* Da C.) und die Opisthobranchia (*Philine aperta* L., *Doridium carnosum* Delle Chiaje und *Notarchus neapolitanus* Delle Chiaje) wurden im Bouin's Gemisch fixiert. Als Schnittfärbung wurden angewandt Hämatoxylin-Delafield und eine 1 % Lösung von Eosin in 90 % Alkohol. Alle Schnitte waren 5 μ dick und transversal.

2. DESKRIPTIVER TEIL.

I. PELECYPODA.

SPENGL (1881) entdeckte die Osphradien bei *Arca Noae*. Sie liegen dem Viszeralganglienpaar auf und jedes ist nach SPENGL aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt, aus einem hohen, pigmentierten Cylinderepithel und einem unter diesem gelegenen Ganglion, das dem Branchialnerven aufliegt. Aus dem Ganglion treten zahlreiche Nervenfasern aus, die in das Cylinderepithel

treten. Der Branchialnerv geht vom Viszeralganglion ab. SPEN-
GEL war der Meinung, dass das Osphradium von *Arca* und das
der Gastropoden, wegen der Übereinstimmung in Bau und Lage
homolog sei und hieraus schloss er wieder, dass das hintere Gang-
lienpaar der Lamellibranchia ein Viszero-parietalganglienpaar
sein muss. „Mit dieser Deutung aber stimmt Alles, was wir über
die Beziehung dieser Ganglien zu anderen Organen des Körpers
wissen, aufs Vollkommenste überein“ (SPENGEL, S. 375). Auch
bei vielen anderen Lemellibranchia fand er die Osphradien, je-
doch fehlt eine histologische Beschreibung. SPENGEL sprach von
einem „Geruchsorgan“; das Organ würde dazu dienen das Atem-
medium zu prüfen und würde also in gewisser Beziehung zur
Kieme stehen. RAWITZ (1888) schliesst sich, was die Homologie
der Osphradien anlangt, SPENGEL an, aber er bestreitet die Iden-
tität der Funktion, weil die Osphradien der Lamellibranchia
am hinteren Kiemenende gelegen sind und nur zum Teile vom
einfließenden Wasser berührt werden. Welche die Funktion der
Osphradien der Lamellibranchia ist, ist ihm unbekannt.

PELSENEER (1891) beschrieb die Lage des Osphradiums bei
Nucula nucleus L., wo es am Anfang des Branchialnerven, an der
inneren Seite des Epithels der Kiemenachse liegt. Bei *Leda pelta*
L. ist die Lage wie bei *Nucula*. Bei *Solemya togata* Poli liegt es
auch am Anfang des Branchialnerven, aber dieser geht vom
hinteren Ende des Viszeralganglions ab. Auch bei *Trigonia pec-
tinata* Lam. liegen die Osphradien am Anfang der Branchial-
nerven. Bei allen genannten Tieren wird das Osphradium vom
Branchialnerven innerviert also vom Viszeralganglion aus. Anders
ist die Innervierung bei *Macra stultorum* L., wo die Nervenfasern,
die im Osphradialganglion enden, nicht vom Viszeralganglion
sondern vom Cerebralganglion kommen. Die genannten Nerven-
fasern zweigen gleich vor dem Viszeralganglion vom Cerebro-
viszeralconnectiv ab und legen sich nur dem Viszeralganglion
an (PELSENEER 1891, Fig. 58). Etwas anders ist es bei *Mya arenaria*
L.; hier zweigen die in das Osphradium eintretenden Nerven-
fasern schon auf einiger Distanz vom Viszeralganglion vom Cere-
broviszeralconnectiv ab und vereinigen sich, ohne das Viszeral-
ganglion zu berühren, mit dem Branchialnerven (PELSENEER,
1891, Fig. 57). Bei *Pholas crispata* L. (PELSENEER, 1891, Fig. 61) und
Ph. dactylus L. fand PELSENEER auch, dass die Innervierung vom
Cerebralganglion aus stattfindet, weil die Nervenfasern hier vom
Cerebroviszeralconnectiv in der Nähe des Viszeralganglions ab-

zweigen und den Branchialnerven begleiten. *Teredo navalis* L. schliesst sich diesen Tieren an, weil auch hier Nervenfasern vom Cerebroviszeralconnectiv in die osphradialen Ganglienzellen eintreten. Diese Nervenfasern traversieren das Viszeralganglion oberflächlich ohne sich darin zu verlieren (PELSENER, 1891, Fig. 62). Die Osphradien dieser Tiere liegen auch wieder am Anfang des Branchialnerven. Nach FREIDENFELT (1897) liegt das Osphradium von *Anodonta* über dem Nervus branchialis. Er fand uni-, bi- und multipolare Ganglienzellen in diesem „Nerv“ und er ist der Meinung, dass der N. branchialis ein selbständiges sensomotorisches Zentrum ist. Histologisch ist das osphradiale Epithel aber nicht von ihm beschrieben worden. STEMPELL (1898) beschreibt bei *Leda sulculata* und *Malletia chilensis* die Osphradien sehr kurz. Sie liegen an der medialen Fläche der Kiemenaxe. „Das nicht pigmentierte und keine deutlichen Sinneshaare tragende Epithel derselben erscheint fast mehrschichtig, da die Kerne seiner teils proximalwärts, teils distalwärts verbreiterten Cylinderzellen in verschiedener Höhe liegen. Dieses Epithel liegt der Ganglienzellen-Rindenschicht des Osphradialganglions dicht an, und es mag durch Nervenfasern mit ihr in direkter Verbindung stehen“ (S. 408). Obgleich die Beschreibung sehr kurz gefasst ist und Figuren, welche die histologische Struktur verdeutlichen, fehlen, scheint mir die Beschreibung in Übereinstimmung mit der Struktur der Osphradien anderer Lamellibranchier.

Die erste ausführliche histologische Beschreibung hat LIST (1902) in seiner Mytilidenarbeit und zwar für *Lithophagus lithophagus* gegeben. Das Osphradialepithel geht aus dem ventralen Körperepithel hervor und fängt ventral vom Osphradialnerven an, wo es anfangs schmal ist. Je mehr es sich dem Viszeralganglion nähert desto breiter wird es und erreicht unter diesem Ganglion seine grösste Breite. Aber auch hinter dem Viszeralganglion verläuft das Osphradium noch unter dem Kiemennerven und dem N. pallialis posterior major. Das Osphradialepithel unterscheidet sich vom ventralen Körperepithel durch den vollständigen Mangel an Cilien, durch höhere Zellen mit breiterem Cuticularsaum und durch den Besitz von hellbraunem Pigment im distalen Zellabschnitt. Die Kerne sind länglich oval mit zahlreichen kleinen Chromatinkügelchen oder zusammengeballtem Chromatin. „Zwischen den Epithelzellen treten auch Nervenzellen auf, die wie die Ganglienzellen im Osphradialnerven einen grossen, kuglichen Kern mit grossem Nucleolus und fein vertheiltes

Chromatin besitzen (vergl. Taf. 10, Fig. 8)" (S. 232). Das Vorkommen solcher „Nervenzellen“ bezweifle ich. Bei den von mir und Anderen untersuchten Lamellibranchia kommen sie wenigstens nicht vor obwohl das Osphradium innerhalb der Lamellibranchia einen sehr einheitlichen Bau hat. Die von LIST genannte Figur gibt ebensowenig Auskunft; vergebens habe ich wenigstens eine Zelle gesucht, die sich als Nervenzelle von den Übrigen unterscheiden lässt. Zwar gibt es eine Zelle (fünfte von links) mit rundem Kern und grossem Nucleolus, aber auch darin findet man freie Nervenendigungen und ich glaube nicht, dass sie sich im Wesen von den übrigen Zellen unterscheidet. Der Cuticularsaum ist breit. Unter dem Osphradium verläuft ein Nerv, der aus dem Viszeralganglion entspringt. Unter dem Osphradium hat er einen reichlichen peripheren Belag von Ganglienzellen. Aus diesen treten Nervenfasern aus, die entweder in das Osphradialepithel eintreten oder durch das Epithel nach aussen gehen. Auch die Zellen auf der ventralen Seite des Viszeralganglions senden ihre Fortsätze in das darunterliegende Osphradialepithel. Diese freien Nervenendigungen treten entweder durch das Epithel nach aussen, oder die Fibrille spaltet sich im Epithel in mehrere Äste, oder ein ganzes Bündel miteinander verflochtener Fibrillen tritt in das Epithel, bildet Anastomosen und Verzweigungen und schickt dann einzelne Fibrillen durch die Cuticula nach aussen (Taf. 10, Fig. 7 u. 8). Auch der N. branchialis und der N. pallialis posterior major enthalten Ganglienzellen und senden Fortsätze in das Osphradialepithel. Das Osphradium liegt an der Innenseite der Kiemenachse und erstreckt sich so weit nach hinten, als die Kiemenachse an dem Körper aufgehängt ist. LIST untersuchte auch noch *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus minimus*, *Modiola barbata* und *Modiolaria marmorata*. Im Grossen und Ganzen stimmt der Bau mit dem von *Lithophagus* überein. Das Vorkommen von bewimperten Zellen im hinteren Teil des Osphradialepithels bei *Mytilus minimus* ist nach LIST nicht sicher.

Die Innervierung bei verschiedenen *Mytilus* Arten hat CLASING (1923) untersucht. Bei den untersuchten Tieren (*Mytilus chorus* Molina, *M. chilensis* Hupé, *M. pilosus* Reeve, *M. magellanicus* var. *curvata* Stempel, *M. purpuratus* Lamarck, *M. granulatus* Hanley) wird das Osphradium vom Branchialnerven innerviert, der vom Viszeralganglion entspringt und in der Höhe des Osphradiums ein Osphradialganglion bildet. Das Osphradium liegt stets an der

distalen Seite des Osphradialganglions, unter und hinter dem Viszeralganglion und an der Innenseite des Kiementrägers.

Bei *Phaseolicama magellanica* Rousseau beschrieb IGEL (1908) die Lage, Innervierung und etwas vom Bau. Die Osphradien liegen an der medianen Seite der Ctenidiumachse, wo der N. branchialis in das Ctenidium eintritt. Sie liegen ventral von den Osphradialganglien und sind ventral vom Viszeralganglion vereinigt. Die Innervierung findet vom N. branchialis statt. Das Osphradialepithel ist ein hohes Prismenepithel, zu dem von den Osphradialganglien äusserst feine Nervenfasern führen. IGEL meint, dass die Osphradien hier stark reduziert sind.

DAKIN (1909) beschrieb den histologischen Bau der Osphradien bei *Pecten maximus* und *P. opercularis*. Die osphradialen Ganglien liegen in der Nähe der Viszeralganglien. Das osphradiale Epithel besteht aus verlängerten Zellen; die Zellen sind ungefähr dreimal so hoch wie die umgebenden Epithelzellen. Sie entbehren der Cilien und sind von einer dicken Cuticula bedeckt. Die Kerne sind gross und rund, sie liegen in verschiedenen Höhen. Wenig Pigmentkörner liegen im obersten Teil der Zellen. Von den Ganglienzellen des Osphradialganglions gehen viele Fibrillen aus, die sich unter und im Osphradialepithel verzweigen. Sie treten zwischen den Zellen nach oben zur Cuticula oder durch die Cuticula nach aussen.

DAKIN (1910) fand eine etwas abweichende Innervierung bei *Pecten* Arten „Owing to the distance of the osphradium from the ganglion and the extent of the organ, the nerves are particularly distinct, and at the same time quite peculiar in their origin and distribution. The osphradial nervefibres (fig. 7 os.n.) leave the visceral ganglion by three nerves, the branchial, the osphradio-branchial, and the posterior nerve (fig. 1, os. p.). The branchial nerve, however, receives some fibres direct from the cerebro-visceral connective. It is natural to expect that the branchial nerve contains fibres from the cerebral ganglion, since as will be shown later, the same applies to the pallial and probably muscle nerves. It is impossible to say whether these fibres take any part in the innervation of the osphradium especially since the branchial nerve receives fibres from the osphradio-branchial just before innervating this sense organ. In any case the bulk of the fibres are to be traced directly to the visceral ganglion.” (S. 6). DAKIN hat auch mit den Osphradien bei *Pecten* experimentiert, indem er das Osphradialepithel wegschabte. Näheres Re-

sultat zur Bestimmung der Funktion hat es aber nicht ergeben. Verschiedene Lamellibranchia hat er auf die Innervierung untersucht und zwar die feinere histologische Nervenstruktur; seine Absicht war, die von PELSENER behauptete Innervierung vom Cerebralganglion aus, nachzuprüfen. Bei *Arca Noae* fand er eine Innervierung vom Viszeralganglion aus und zwar vom Branchialnerven, der einen Belag von Ganglienzellen hat. Nervenfasern ziehen vom Branchialnerven zum Osphradialepithel, aber Nervenfasern des Cerebroviszeralconnectivs ziehen nicht direct zum Osphradium. Bei *Pectunculus glycimeris* und *Pinna nobilis* ist die Innervierung wie bei *Arca*. PELSENER hat *Mastra stultorum* untersucht und DAKIN hat dieselbe Art nachgeprüft. Auch DAKIN fand Nervenfasern, die vom Cerebro-viszeralconnectiv um das Viszeralganglion herum ziehen. Diese Fasern erreichen den Branchialnerven, wo dieser dem Osphradialepithel zugewendet ist. DAKIN meint, dass die osphradialen Ganglienzellen mit den Fasern des Viszeralganglions und mit den Fasern des Cerebroviszeralconnectivs verbunden sind. Bei *Spisula solida* ziehen einige Fasern vom Cerebroviszeralconnectiv in den Branchialnerven durch das Viszeralganglion aber DAKIN bemerkt: „In *Mastra* and *Spisula* the fibres pass more directly but it would not be possible to say which fibres innervated the osphradium unless one fibre could be followed continuously from the epithelium to the ganglioncell and from thence to its destination. So far this has not been done, but no fibers leave the cerebro-visceral connective and pass clear from the branchial nerve and its ganglion cells, to the osphradial epithelium” (S. 30) (d. h. also bei *Spisula*). Dasgleiche gilt für *Venus casina* und *Cardium edule*. DAKIN sah bei *Mya truncata*, wie PELSENER bei *Mya arenaria*, dass der Cerebroviszeralconnectiv sich schon auf einiger Distanz vom Viszeralganglion teilt und Fasern zum Branchialnerven schickt. Nach DAKIN wird das Osphradium von *Mya* also von Fasern des Cerebro-viszeralconnectivs und vom Viszeralganglion (Branchialnerv) innerviert. Bei *Ensis ensis* erhält das Osphradium seine Fasern nur vom Viszeralganglion. Bei *Pholas dactylus* fand er, dass einige Fasern des Cerebroviszeralconnectivs durch das Viszeralganglion in den Branchialnerven treten aber auch hier war es DAKIN nicht möglich die Verbindung der osphradialen Ganglienzellen mit diesen Fasern festzustellen. Von dieser Spezies beschreibt DAKIN das Osphradium eingehend. Das Epithel entbehrt der Cilien und die Cuticula ist gut ausgebildet. Das Epithel ist nur eine Zellreihe

dick. Die Zellen besitzen keine Vacuolen und sie sind zweimal so hoch als breit. Sie sind aber nicht höher als die übrigen nicht osphradialen Epithelzellen. Die Osphradialzellen enthalten viele Granula. Der Kern liegt im Zentrum der Zelle; sie enthält Chromatinkörner und einen kleinen Nucleolus. Das Osphradium wird von freien Nervenendigungen innerviert, die von den Ganglienzellen des Osphradialganglions ausgehen; die Ganglienzellen sind bipolar. Die freien Nervenendigungen können sich verzweigen ehe sie in die Epithelzellen eintreten (Fig. 25). Sie erreichen oft die Cuticula und verzweigen sich ziemlich stark. Diese Verzweigungen anastomosieren unter der Cuticula und bilden ein Netzwerk. Von diesem Netzwerk gehen Fibrillen aus, die durch die Cuticula hindurch treten, aber die meisten bleiben innerhalb der Cuticula. KASPAR (1913) beschreibt das Osphradium bei *Cyamium antarcticum*. Die Osphradien liegen der Ventralseite des Osphradialganglions auf; sie gehen in der Mediane des Körpers ineinander über. KASPAR fand zweierlei Zellelemente, schlanke, stiftchenförmige Zellen und rundliche Zellen. Er meint die schlanken Zellen seien Sinneszellen: „Zumal ein Gerinnsel auf das Vorhandensein von Sinneshaaren schliessen lässt“ (S. 620). Da er aber nichts über die Verbindung mit den Ganglienzellen sagt, lässt sich über die Natur dieser Zellen nichts sagen und es ist sehr wohl möglich, dass das sogenannte Gerinnsel freie Nervenendigungen sind. Weiter schreibt KASPAR: „Die kuglichen Zellen stellen nach LIST Nervenzellen vor“ (S. 620). Eine eigene Meinung gibt KASPAR also nicht und die Meinung LIST's habe ich schon kritisiert. Auch das Osphradium von *Cardita velutina* ist kurz und ungenügend von KASPAR beschrieben worden. GRIESER (1913) hat das Osphradium bei *Chama pellucida* Broderip beschrieben. Es liegt an der Medianseite der Ctenidiumachse ventral vom Viszeralganglion und vom Nervus branchialis. Auch hier bilden die Osphradien ventral der Viszeralganglien ein unpaarer Epithelstreifen. Sie liegen dem Nervus branchialis auf bis zu seinen Eintritt in die Ctenidienachse. Das Osphradialepithel ist etwas höher als das umgebende Epithel; die Zellen sind ungefähr doppelt so hoch als die Nachbarzellen und haben Prismengestalt. Die distale Zellhälfte enthält Pigmentkörner, während die länglichen Kerne basal liegen. Nach aussen wird das Epithel von einer dicken Cuticula bedeckt. Auf der Aussenseite fand GRIESER ein „leichtes Gerinnsel“, das nach ihm auf das Vorhandensein von Cilien deutet. Jedoch sagt er gleich,

dass nach LIST dieses Gerinnsel von freien Nervenendigungen herrührt. Der Branchialnerv besitzt auf der dem Mantelraum zugekehrten Seite einen Belag von Ganglienzellen und die Innervierung des Osphradialepithels geht von diesen Ganglienzellen aus. GRIESER hat die Fibrillen aber nicht weiter verfolgt.

Bei *Macra coquimbana* Philippi beschrieb FISCHER (1915) die Lage und die Innervierung des Osphradiums. Das Osphradium liegt etwas vor dem Viszeralganglion an dem Branchialnerven und wird von den Ganglienzellen dieses Nerven aus innerviert. Bei *Macra coquimbana* steht das Osphradium in keinerlei Verbindung mit dem Cerebroviszeralkonnektiv. Nach BISPRINGHOFF (1915) liegt das Osphradium bei *Modiolarca trapezina* Lamarck ventral vom Viszeralganglion an der Innenseite des Kiementrägers, wo der N. branchialis eintritt. Der N. branchialis ist auf der medialen Seite reich an Ganglienzellen. Von diesen treten Nervenfasern in das Osphradialepithel und als feine Sinneshaare nach aussen hindurch. Die Zellen des Osphradialepithels sind höher als die umgebenden Epithelzellen und von einer breiten Cuticula bedeckt.

Aus dem soeben Gesagten geht also hervor, dass das Osphradium der Lamellibranchia seiner Lage und Innervierung nach ausführlich untersucht worden ist, dass man aber den histologischen Bau nur bei wenigen Tieren näher studiert hat. Ich möchte also einige histologischen Beschreibungen hinzufügen.

1. *Sphaerium corneum* L. (Fig. 1).

Die Osphradien liegen der Ventralseite der Branchialnerven auf und bestehen aus modifiziertem Epithel des Kloakendaches. Sie fangen dort an wo die Branchialnerven aus dem Viszeralganglien hervorgehen und enden wo die Branchialnerven distad umbiegen.

Der N. branchialis hat einen reichlichen Belag von Ganglienzellen und bildet das Osphradialganglion. Die Ganglienzellen liegen am meisten an der ventralen und an der medialen Seite des Branchialnerven angehäuft, an der dorsalen und besonders an der lateralen Seite sind sie wenig vertreten. Durch diese ventrale und mediale Anhäufung sind die Ganglienzellen in der Nähe des Osphradiums zahlreich. Die Ganglienzellen haben einen grossen runden Kern, der zahlreiche kleine Chromatinkügelchen und einen deutlichen Nucleolus enthält. Die Zellen des Osphradialepithels sind höher als die des umgebenden Epi-

thels. Die runden und grossen Kerne liegen basal; sie enthalten fein verteiltes Chromatin und einen nicht deutlichen Nucleolus. Die Epithelzellen werden von einer dünnen Cuticula bedeckt. Pigment und Cilien fehlen.

Von den Ganglienzellen des Osphradialganglions gehen viele

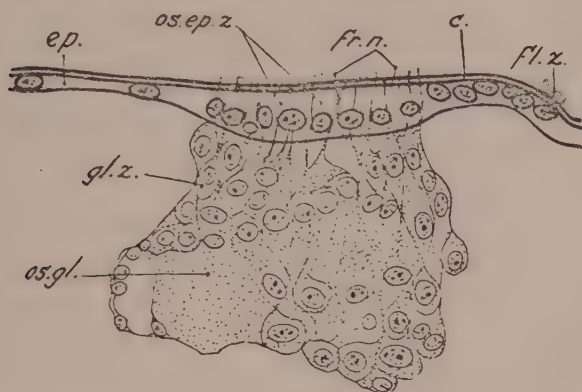


Fig. 1. *Sphaerium corneum* L. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

dicke Fibrillen aus. Sie treten in das Osphradialepithel ein und ziehen durch das Plasma der Zellen nach der Peripherie, während sie sich im Plasma der Epithelzellen verzweigen. Diese Fibrillen treten öfters durch die Cuticula nach aussen, sodass man sie leicht für Cilien ansehen kann.

Die Innervierung findet also vom N. branchialis, der aus dem Viszeralganglion austritt, statt. Fasern des Cerebroviszeral-konnektivs, wie PELSENEER sie für andere Lamellibranchia beschrieben hat, beteiligen sich bei *Sphaerium* nicht an der Innervierung.

2. *Pisidium henslowanum* Shepp. (Fig. 2).

Die Osphradien sind hier paarige, kleine Organe und kürzer als bei *Sphaerium*. Das Epithel einer Epithelfalte an dessen ventromedialen Seite der N. branchialis liegt, bildet medial vom N. branchialis das Osphradium. Das Osphradialepithel beginnt in einiger Entfernung vom Viszeralganglion und ist von geringer Länge.

Der N. branchialis geht von der proximalen Seite des Viszeralganglions ab.

Er zieht proximad und etwas laterad verlaufend in die genannte Epithelfalte. Der N. branchialis hat auch hier einen peripheren Ganglienzellenbelag; die Ganglienzellen liegen an der medialen und dorsalen Seite des Nerven, während lateral und

ventral vom N. branchialis nur wenige Ganglienzellen liegen. An der osphradialen Seite sind sie also zahlreich. Die Kerne sind meistens rund, nur wenige sind gedehnt. Viele Chromatinkörner und ein deutlicher Nucleolus sind vorhanden. Die Zellen haben wenig Plasma, während die Zahl der Ganglienzellen geringer als bei



Fig. 2. *Pisidium henslowanum* Shepp. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

Sphaerium ist. Die Epithelzellen sind höher als das umgebende Epithel und regelmässiger angeordnet. Die grossen, ovalen Kerne liegen im mittleren Teil des Osphradiums basal; an den lateralen Seiten des Osphradiums liegen sie mehr zentral. Im Kern liegt ein deutlicher Nucleolus und viel Chromatin. Die Cuticula ist gut ausgebildet. Pigment und Cilien fehlen. Die Fibrillen der Ganglienzellen treten in das Osphradialepithel und verzweigen sich bisweilen. Sie enden in der Cuticula oder durchbohren dieselbe.

Der N. branchialis innerviert das Osphradium, aber es nehmen keine Fasern des Cerebroviszeralkonnektivs an der Innervierung teil.

3. *Calyculina lacustris* Müll. (Fig. 3).

Die Osphradien sind paarig. Sie beginnen dort, wo der N. branchialis aus dem Viszeralganglion tritt. An der Stelle, wo der N. branchialis und das Osphradium liegen, bildet das Dach vom Kloakalraum schwache Falten. In diesen Falten liegen die Branchialnerven und die Osphradien und zwar liegen die Osphradien an der ventralen Seite der Branchialnerven. Die Osphradien haben eine beträchtliche Länge.

Der N. branchialis hat wenig Ganglienzellen an seiner Peri-

pherie. An der ventralen Seite sind die Ganglienzellen etwas zahlreicher. Die Kerne sind gross und rund mit deutlichem Nucleolus und fein verteiltem Chromatin.

Die Zellen des Osphradialepithels sind höher als die des um-

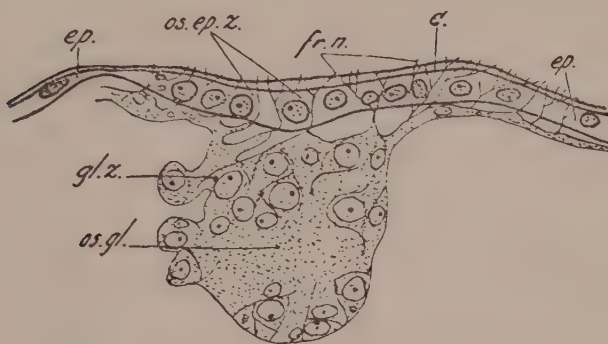


Fig. 3. *Calyculina lacustris* Müll. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

gebenden Epithels während die zentralen Zellen am höchsten sind. Das Epithel ist breiter als das Ganglion. Die runden Kerne sind gross und füllen fast die ganze Zelle an; sie haben viel Chromatin und einen Nucleolus. Eine Cuticula bedeckt die Zellen. Pigment und Cilien fehlen.

Die freien Nervenendigungen sind auch hier dick aber etwas weniger zahlreich. Relativ wenig Plasmafibrillen treten gleich in das ventral liegende Epithel ein. Vom Ganglion ziehen laterad Nervenäste zum lateralen Osphradialepithel. In diesen Ästen liegen wenige Ganglienzellen zerstreut. Auch von diesen laterad ziehenden Ästen treten Fibrillen ins Osphradialepithel und verzweigen sich innerhalb der Zellen.

Die Innervierung findet in gewöhnlicher Weise vom N. branchialis statt.

4. *Cardium edule* L. (Fig. 4).

Die paarigen Osphradien beginnen auch hier, wo die Branchialnerven aus dem Viszeralganglion treten. Das Osphradialepithel stellt das modifizierte Epithel der dorsalen Wand des dorsalen Siphos dar. Die Branchialnerven liegen hier in paarigen Falten dieser Siphowand. An der ventralen Seite dieser Bran-

chialnerven liegt das Osphradialepithel, das auch hier eine erhebliche Länge hat.

Der N. branchialis hat einen Belag von Ganglienzellen. Lateral

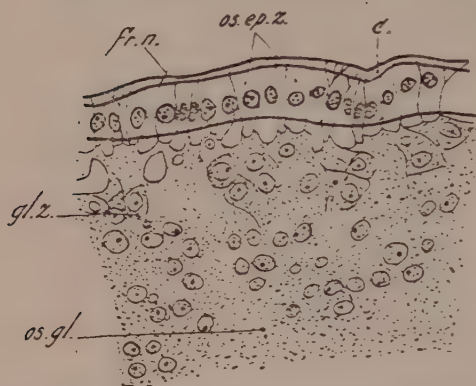


Fig. 4. *Cardium edule* L. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

dorsal und medial liegen nur wenige Ganglienzellen, mediodorsal liegen deren schon mehr, aber die grösste Anhäufung findet an der ventralen (osphradialen) Seite statt. Auch im Zentrum des Branchialnerven liegen einige Ganglienzellen. Sie sind klein mit rundem, bisweilen ovalem Kern, der einen Nucleolus und körniges Chromatin enthält. Auch hier ist relativ wenig Plasma vorhanden.

Das Epithel ist regelmässig, mit einer Reihe basal liegender Kerne. Einige Kerne liegen aber etwas höher. Die ovalen Kerne haben einen deutlichen Nucleolus und körniges Chromatin. Die Cuticula der Zellen ist ziemlich dick. Pigment und Cilien fehlen.

Die zahlreichen Fibrillen der Ganglienzellen treten in die Epithelzellen ein und verzweigen sich innerhalb der Zellen unweit der Cuticula. Die freien Nervenendigungen enden meistens in der Cuticula; nur wenige treten durch die Cuticula nach aussen.

Die Innervierung findet, wie auch DAKIN betont, nur vom Branchialnerven statt.

5. *Mactra subtruncata* Da C. (Fig. 5).

Die viszerale Ganglien liegen unter dem M. adductor posterior. Unweit der Branchialganglien liegen ventral von den Branchialnerven die paarigen Osphradien.

Der N. branchialis hat wieder einen Belag von Ganglienzellen. Diese sind latero-dorsal und besonders ventral, also an der osphradialen Seite angehäuft. Auch ventro-medial liegen viele Ganglienzellen, dagegen sind sie medio-dorsal, dorsal und lateral wenig vertreten. Auch im Zentrum des Branchialnerven liegen einige Ganglienzellen. Die dorso-lateralen und dorsalen Zellen sind ziemlich gross mit grossen, runden Kernen; diese haben

einen deutlichen Nucleolus und Chromatinkörner. Die lateralen und medialen Zellen und auch ihre Kerne sind etwas kleiner; auch diese Kerne sind rund und mit Nucleolus und Chromatinkörnern versehen. Die ventralen Ganglienzellen sind noch kleiner; die Kerne sind meistens rund, nur wenige sind gedehnt.

Das Osphradialepithel ist vom umgebenden Epithel deutlich abgegrenzt, weil seine Kerne länglich sind. Das Epithel ist relativ breit und von einer dünnen, homogenen Cuticula bedeckt. Das Epithel wird von zwei Zellarten gebildet:

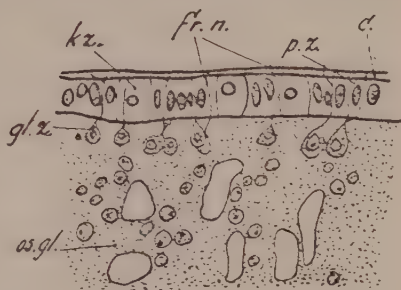


Fig. 5. *Mactra subtruncata* Da C.
Transversalschnitt durch das
Osphradium, $\times 600$.

1. Schmale zylindrische Zellen mit länglichen Kernen; diese Kerne liegen zentral, bisweilen etwas zur Cuticula verschoben. Sie haben viel Chromatin, der Nucleolus ist aber nicht deutlich.

2. Breite, kubische Zellen, die zerstreut zwischen den zylindrischen Zellen liegen. Der Kern ist rund und klein mit viel Chromatin; der Nucleolus ist nicht immer deutlich zu sehen. Der Kern liegt meistens der Cuticula genähert. Cilien und Pigment fehlen auch hier.

Die freien Nervenendigungen der Ganglienzellen treten in beide Zellarten des Osphradialepithels ein. Innerhalb der Zellen verzweigen sie sich und enden unter oder in der Cuticula, während andere durch die Cuticula nach aussen treten.

Die Innervierung fand ich wie FISCHER sie für *Mactra coquimbana* beschrieben hat, also nur vom Branchialnerven aus ohne Beteiligung von Fasern des Cerebroviszeralkonnektivs.

Im Osphradium der Lamellibranchia sind meiner Ansicht nach nur freie Nervenendigungen vorhanden, während neuroepitheliale Zellen fehlen.

II. GASTROPODA.

a. OPISTHOBRANCHIA.

Noch weniger als das der Lamellibranchia ist das Osphradium der Opisthobranchia untersucht worden. Es war SPENGLER (1881),

der auch hier, und zwar bei *Aplysia*, das Osphradium entdeckte und seine Innervierung aus einem Ganglion des Pleuro-viszeral-connectivs feststellte. Den Bau beschrieb er, ohne auf die feineren Strukturverhältnisse einzugehen. Auch bei *Doridium aplysiaeforme* und bei *Gastropteron Meckelii* beschrieb SPENGLER die Innervierung von einem Ganglion des Pleuro-viszeralconnectivs aus.

VAYSSIÈRE (1885) beschrieb bei *Aplysia fasciata*, *A. depilans* und *A. punctata* Lage und Innervierung des Osphradiums. Eine nähere histologische Beschreibung gibt er nicht.

In seiner grossen Arbeit über das Osphradium der Prosobranchia beschreibt BERNARD (1889) auch das Osphradium von *Bulla hydatis* (Taf. XII, Fig. 60). Das Osphradialganglion hat nur wenige aber sehr grosse Ganglienzellen und wird von einer Bindegewebsschicht umgeben. Vom Ganglion gehen viele sich verzweigende Nervenfasern zum Epithelium ab. Das Osphradialepithel ist höher als das umgebende Epithel und weil die osphradialen Epithelzellen ungleich hoch sind, ist das Osphradium unregelmässig gebaut. Im Epithel des Osphradiums fand er Drüsenzellen; cilientragende Zellen beschreibt BERNARD nicht und auch die Cuticula wird nicht von BERNARD berücksichtigt. Weiter schreibt er: „Les terminaisons nerveuses se montrent en groupes assez serrés directement en face des puits par où cheminent les faisceaux. Elles sont généralement grêles et quelques-unes cependant ont un noyau volumineux (ne, fig. 60); toutes ont des têtes étroites et peu visible” (S. 252). Und etwas weiter: „Je crois inutile de reprendre une description semblable pour la *Philine*; les différences avec la *Bulla* sont dénuées d'intérêt. Il en est de même en ce qui concerne l'*Aplysia punctata* qui présente exactement la même disposition. Ce qui précède suffit à établir que dans les deux grandes familles de Tectibranches (Bullidés et Aplysidés) il existe un organe sensoriel semblable à celui des Diotocardes, et comme lui sous la dépendance du ganglion branchial” (S. 253). Mit den Beobachtungen BERNARD's hinsichtlich der Nervenendigungen bin ich nicht einverstanden. Bei *Philine* und auch bei *Doridium* und *Notarchus* fand ich nur freie Nervenendigungen und keine neuro-epithelialen Zellen. Deshalb fehlen meiner Meinung nach auch bei *Bulla* neuro-epitheliale Zellen. Auch für *Aplysia* ist das Vorkommen von freien Nervenendigungen beschrieben worden (MERTON und GILCHRIST, weiter unten), weil neuro-epitheliale Zellen nicht von MERTON und GILCHRIST im Osphradium von *Aplysia* gefunden wurden. Auf

die Übereinstimmung mit den Osphradien der *Diotocardia* wird noch zurück zu kommen sein.

Das Osphradium von *Aplysia* ist von einigen Forschern ausführlicher studiert worden. MAZZARELLI (1893) beschreibt die Innervierung bei *Aplysia punctata*, die vom rechten Parietalganglion aus stattfindet. Von diesem Ganglion geht der Branchialnerv ab, der in das Branchialganglion tritt. Das Branchialganglion schickt einerseits Fibrillen in das Osphradium und andererseits geht ein Nerv von ihm ab, der in der Kieme endet. Das Organ liegt vor der Kieme beim Eintritt der Kiemenvene. Das Osphradialepithel ist höher als das umgebende Epithel und trägt Cilien.

Auch MAZZARELLI beschreibt neuro-epitheliale Zellen im Osphradialepithel, welche mit Nervenfibrillen vom Branchialganglion ausgehend, verbunden sind und schliesst sich also BERNARD an. Eine eingehendere Beschreibung gibt er nicht; Drüsenzellen beschreibt er z.B. nicht, MAZZARELLI's Zeichnung vom Osphradium (Taf. IX, Fig. 1) ist leider sehr schematisch und gibt seine Befunde (z.B. die neuro-epithelialen Zellen) schlecht wieder. Auch GILCHRIST (1894) gibt eine Beschreibung vom Osphradium bei *Aplysia depilans*. Im Osphradialganglion fand er unipolare Ganglienzellen. Auch meint er gesehen zu haben, dass die Fortsätze der Ganglienzellen sich unter den osphradialen Epithelzellen ausbreiten und zwischen ihnen aufsteigen (Fig. 6, GILCHRIST).

Im Gegensatz zu MAZZARELLI fand GILCHRIST das Epithel des Osphradiums niedriger als das umgebende Epithel. Auch meint GILCHRIST, dass die Zellen über dem Ganglion keine Cilien tragen und dass die Zellen des umgebenden Epithels bewimpert sind. MAZZARELLI fand also das Umgekehrte, d.h. die Zellen über dem Ganglion mit Cilien und die umgebenden Zellen ohne Cilien. Die Cuticula, welche die Zellen des Osphradialepithels bedeckt, zeigt Streifung. Drüsenzellen beschreibt GILCHRIST nicht. Einige Jahre später (1898) hat GILCHRIST' mittels der Methylenblau Färbung, die feineren histologischen Fibrillen im Osphradium von *Aplysia* studiert. Er ist der Meinung, dass neuro-epitheliale Zellen im Osphradialepithel fehlen und sagt von den peripheren Ausläufern der unter dem Osphradialepithel liegenden Ganglienzellen folgendes: „The outer extremities of the sensory cells, as will be seen from fig. 10, Pl. 12, project a considerable distance beyond the epithelium, and present a bent and

swollen condition, probably the result of treatment in staining and fixation, suggestive of FLEMMING's „pinselförmige Zellen“ In one case the nucleated body of a sensory cell appeared to lie within the epithelium, but this was doubtful, and may have been due to the fact that the ordinary epithelial cell sometimes takes up the blue coloration in a marked manner, while its fellow remain unstained“ (S. 184).

Eingehend ist das Osphradium bei *Aplysia* von MERTON (1914) beschrieben worden. Das unter dem Osphradialepithel liegende Ganglion besteht aus grossen, mittleren und kleinen Ganglienzellen und Neuropil. Nervenfortsätze der grösseren Ganglienzellen und Nervenfasern des Neuropils ziehen zum Epithel; in diesen Nervenfasern sind kleine und grössere Zellkerne eingeschaltet, die von wenig Plasma umgeben sind. „Die dünneren Nervenäste streben fast immer auf dem nächsten Wege dem Epithel zu, die kräftigeren verlaufen meist in einigem Abstand unter dem Epithel, um dieses erst nach mehreren Verästelungen zu erreichen. An den Gabelstellen sitzen immer einige Zellkerne; Besonders regelmässig unter das Epithel verteilte Gruppen von Sinneszellen fehlen; somit müssen die in den Verlauf der Nervenäste eingeschalteten Ganglienzellen die Aufgabe der Sinneszellen übernehmen, da ihre distalen Fortsätze als Rezeptoren in das Epithel eintreten und bis an die Oberfläche vordringen“ (S. 458). MERTON beschreibt also auch nur freie Nervenendigungen im Osphradialepithel, während neuroepitheliale Zellen nach ihm fehlen. Weiter schreibt er noch: „Die distalen Fortsätze der Sinneszellen innerhalb des Epithels (Fig. 18. Taf. 34se) sind aber im Osphradium sehr viel stärker wie die bisher beschriebenen (d.h. in den Fühlern), man könnte sie fast für schmale, zylindrische Epithel- oder Stützzellen halten, wenn ihnen nicht die Kerne fehlten“ (S. 458). Das Osphradialepithel ist höher als das umgebende Epithel und besteht, ausser aus Epithelzellen, auch aus Flimmerzellen und Drüsenzellen. Die Flimmerzellen werden im zentralen Teil des Sinnesepithels seltener.

GUIART (1901) hat die Innervierung bei *Aplysia punctata* festgestellt. Der Branchialnerv geht vom rechten Parietalganglion ab und innerviert das Osphradium und die Kieme.

Die Innervierung und die Lage der Osphradien der Opisthobranchia ist besonders von PELSENEER (1894) und von GUIART (1901) untersucht worden. Die Lage ist, wie GUIART sagt, wie

folgt: „Il est donc situé immédiatement en arrière de l'orifice palléal, en avant de l'insertion antérieure de la branchie. Cette position est invariable chez tous les Tectibranches" (S. 66). Beide Autoren fanden, dass die Innervierung des Osphradiums bei *Actaeon*, *Notarchus* und *Gastropteron* vom rechten Parietalganglion aus stattfindet. PELSENER hat dieselbe Innervierung festgestellt bei *Lobiger*, *Aplysiella* und *Tylodina*, während GUIART eine ähnliche Beschreibung gibt für *Scaphander*, *Philine*, *Doridium*, *Acera* und *Aplysia*. Nur *Philine* (und zwar *Philine aperta*) zeigt ein etwas abweichendes Verhältnis. GUIART sagt von dieser Innervierung: „Quant à la condensation ganglionnaire, elle se manifeste par ce fait que le ganglion palléal gauche s'est fusionné complètement avec le ganglion sous-intestinal et que le ganglion sus-intestinal est venu s'accoler au ganglion palléal droit, fusionné lui-même avec le ganglion pleural droit. Ces fusions sont rendues moins apparentes par le fait que les nerfs qui en partent restent accolés un certain temps aux deux branches de la commissure, de telle sorte qu'ils semblent en naître véritablement. Cependant la direction de leur origine montre déjà à elle seule d'où ils proviennent, et pour le nerf osphradial en particulier j'ai d'absolute certitude qu'il tire réellement son origine du ganglion sus-intestinal et reste simplement accolé un certain temps à la branche droite de la commissure palléo-viscérale. Il suffit en effet de disséquer un certain nombre de Philines pour se rendre compte que ce nerf s'en détache à des niveaux très différents. De plus ayant eu à disséquer de très nombreux exemplaires de cette espèce, j'ai eu la chance de tomber un jour sur un cas tératologique (fig. 60) où le nerf osphradial, au lieu de naître de la commissure, naissait directement du ganglion sus-intestinal" (S. 109).

Vom feineren histologischen Bau ist bei den Opisthobranchia also auch noch sehr wenig bekannt; dazu kommt, dass man sich was die neuro-epithelialen Zellen anlangt, nicht einig ist.

Es folgen hier dann auch einige eigenen Untersuchungen.

1. *Philine aperta* L. (Fig. 6).

Das Osphradium liegt etwas vor dem Ctenidium und dorsal von der weiblichen Geschlechtsöffnung.

Das Branchialganglion wird von einer dünnen Bindegewebsschicht umgeben. Die Ganglienzellen sind von verschiedener Grösse, kleinere bis sehr grosse Ganglienzellen sind vorhanden. Die Ganglienzellen liegen meistens peripher, bisweilen findet

man aber auch einige im zentralen Teil des Ganglions. Die Kerne sind gross, rund, bisweilen oval mit körnigem Chromatin und einem deutlichen Nucleolus.

Die Ganglienzellen haben relativ wenig Plasma. Die Epithel-

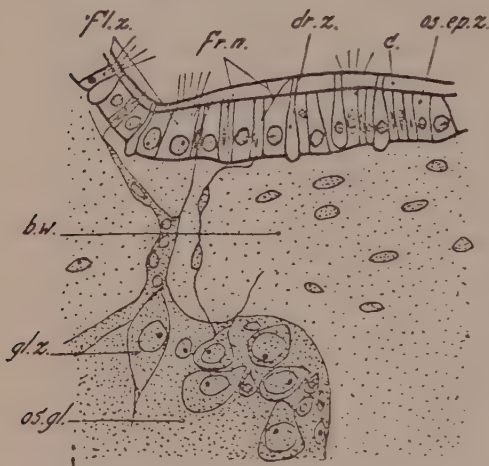


Fig. 6. *Philine aperta* L. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

zellen des Osphradiums sind höher als die umgebenden Epithelzellen. Zentral ist das Osphradialepithel am höchsten. Die Cuticula ist ziemlich dick, jedenfalls dicker als beim umliegenden Epithel. Sie ist aus zwei Schichten zusammengesetzt, einer dünnen, homogenen, äusseren Schicht und einer dickeren, hyalinen, inneren Schicht. Die Ausführungsgänge der Drüsenzellen, Cilien und Nervenendigungen treten durch die Cuticula. Im Osphra-

dialepithel fand ich drei Zellarten: 1. Flimmerzellen, 2. Drüsenzellen und 3. Epithelzellen.

Viele Flimmerzellen sind vorhanden: es liegen zentral weniger als peripher. Bisweilen sind sie breit, bisweilen schmal. Die Cilien sind lang. Der Kern ist rund oder oval in den breiten Zellen und gedehnt in den schmalen Zellen. Er hat immer viel Chromatin.

Drüsenzellen gibt es ziemlich viele. Sie sind meistens becherförmig, bisweilen kolbenförmig. Öfters wölben sie sich unter dem Epithel vor. Sie sind heller als die übrigen Zellen, mit basalem, rundem Kern und wenig Chromatin. Wie gesagt treten sie durch die Cuticula nach aussen.

Die Epithelzellen sind breit, mit basalen, runden Kernen, die viel Chromatin besitzen. Auch gibt es schmalere Epithelzellen mit gedehnten Kernen, die auch viel Chromatin besitzen. Neuroepitheliale Zellen fand ich nicht. Die Ganglienzellen des Branchialganglions schicken Nervenäste von verschiedener Breite zum Epithel. Viele kleinen Ganglienzellen sind in diesen Fasern.

eingeschaltet. Die Fasern verzweigen sich und die Fibrillen treten in die Epithelzellen. Sie enden in der Cuticula und öfters ragen sie über die Cuticula hinaus. Auch verzweigen sie sich innerhalb der Zelle noch einigermassen. Auch gibt es Fibrillen, die gleich von der Ganglienzelle aus, ohne sich zu verzweigen, in die Epithelzellen treten. Niemals habe ich aber einen Kern in den Fibrillen gefunden und wir dürfen also schliessen, dass wir es hier mit freien Nervenendigungen zu tun haben.

Die Innervierung ist wie schon erwähnt, ausführlich von GUIART (1901) untersucht worden.

2. *Doridium carnosum* Delle Chiaje (Fig. 7).

Die Lage entspricht der bei *Philine*, nur ist das Osphradialepithel in einer kleinen Grube gelegen. Das Branchialganglion wird wieder von einer Bindegewebschicht umgeben. Die Ganglienzellen sind verschieden von Grösse; kleine, mittlere und sehr grosse. Die Kerne sind gross mit viel Chromatin und deutlichem Nucleolus.

Die Ganglienzellen liegen peripher und zentral.

Das Osphradialepithel wird von einer Cuticula be-

deckt, die dünner ist als bei *Philine*. An der Aussen- und Innenseite besteht die Cuticula aus einer sehr dünnen, dunklen Schicht, während der viel breitere und hellere Teil zwischen diesen dünnen Schichten Streifung zeigt. Diese Streifung rührt von den Cilien, Nervenendigungen und Drüsengängen her. Die Zellen des Osphradialepithels sind höher als die des umgebenden Epithels. Auch hier besteht das Osphradium aus drei Zellarten.

Die Flimmerzellen sind wenig zahlreich und nicht überall gleich breit. Der basal liegende Kern ist meistens rund, bis-

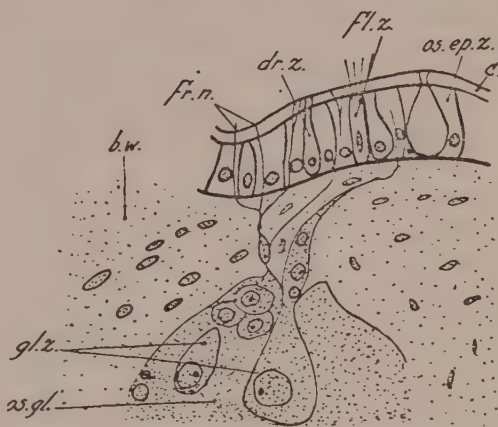


Fig. 7. *Doridium carnosum* Delle Chiaje. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

weilen gedehnt und hat viel Chromatin. Die Cilien sind 11

Die Drüsenzellen sind zahlreich, becher- oder kolbenförmig und heller als die übrigen Zellen. Der runde, basal liegende Kern hat wenig Chromatin.

Die Epithelzellen sind bisweilen breit, bisweilen schmal. Die breiteren Zellen haben einen runden Kern, die schmäleren sind gedehnten. Der Nucleolus ist deutlich und viel Chromatin vorhanden.

Die Nervenäste und Nervenfibrillen der Ganglienzellen, in das Osphradialepithel treten, entsprechen denen bei *Philina*.

Die Innervierung vom rechten Parietalganglion aus hat C. ART (1901) beschrieben.

3. *Notarchus neapolitanus* Delle Chiaje (Fig. 8).

Das Osphradium liegt in einer kleinen Grube etwas vor dem Ctenidium unweit der Einstromöffnung des Atemwassers. Das Branchialganglion hat auch wieder grosse und kleine Ganglienzellen. Der Kern ist relativ sehr gross, rund oder oval und etwas zugespitzt, mit viel körnigem Chromatin und einem deutlichen Nucleolus. Die Ganglienzellen sind an der osphradialen Seite stark angehäuft.

Das Osphradialepithel liegt am Boden des genannten Grübchens. Die Wände des Grübchens haben ein hohes Flimmerepithel. Ausläufer des Osphradialganglions treten auch in das Epithel ein. Das Osphradialepithel ist von gleicher Höhe als das umgebende Flimmerepithel, also viel höher als das Epithel ausserhalb des Grübchens. Die Cuticula ist dick und gestreift, auch hier rührt die Streifung von den Cilien, Nervenendigungen und Drüsengängen her. Das Osphradium besteht aus drei Zellarten. Viele Flimmerzellen sind vorhanden. Sie sind zylindrisch und bisweilen breit, bisweilen schmal mit langer Cilie. Die Kerne liegen meistens im basalen Teil der Zellen, bisweilen auch zentral. Sie sind rund in den breiteren Zellen, oval oder gedehnt in den schmäleren Zellen und haben einen Nucleolus und körniges Chromatin.

Die Drüsenzellen sind auch zahlreich und auch wieder becher- oder kolbenförmig. Sie sind hell und treten durch die Cuticula. Der runde, basal liegende Kern hat einen Nucleolus und körniges Chromatin.

Die Epithelzellen sind zylindrisch und ungleich breit. Die Kerne liegen meistens basal oder auch zentral; sie sind rund

den breiteren und oval in den schmälern Zellen mit deutlichem Nucleolus und viel Chromatin.

Die Nervenäste der Ganglienzellen ziehen zum Osphradialepithel. Es sind wieder kleine Ganglienzellen eingeschaltet und die Nervenfibrillen treten zwischen und in die Epithelzellen. Auch hier habe ich, ebenso wenig wie bei *Philine* und *Doridium*,

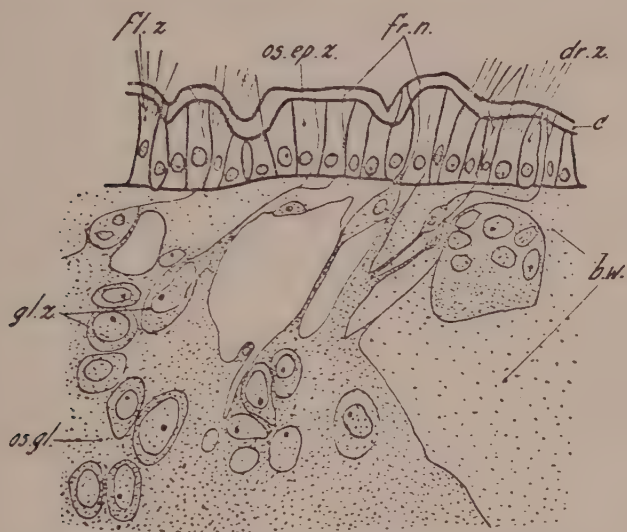


Fig. 8. *Notarchus neapolitanus* Delle Chiaje. Transversalschnitt durch das Osphradium, $\times 600$.

Kerne in den Fibrillen gefunden. Auch verzweigen sich hier die Fibrillen innerhalb der Zellen und zwar in der Nähe der Cuticula.

Die Innervierung vom rechten Parietalganglion aus ist von GUIART (1901) und PELSENEER (1894) beschrieben worden.

Aus diesen histologischen Beschreibungen geht also hervor, dass den Opisthobranchia auch die neuro-epithelialen Zellen fehlen, während freie Nervenendigungen vorhanden sind.

b. PROSOBRANCHIA.

Das Osphradium der Prosobranchia ist gründlich untersucht worden. BERNARD (1889) hat in seinen in vieler Hinsicht grundlegenden: „Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes

prosobranches" die Osphradien der Prosobranchia eingehend beschrieben. Er fand bei *Cassidaria* das Osphradium als ein hoch entwickeltes Organ. Über einem Ganglion liegt das Osphradialepithel, das hier Blättchen bildet. Diese sind links und rechts vom Ganglion symmetrisch angeordnet; daher sieht das Organ wie eine kleine Kieme aus. Das Ganglion enthält viele kleinen Ganglienzellen, die meistens peripher gelegen sind. Die Nervenäste, die vom Ganglion aus in die Blättchen treten, verzweigen sich stark und die feineren Ästchen treten in das Epithel. Die histologische Struktur hat BERNARD mittels der Methode von RANVIER zum Studium der Geschmackspapillen untersucht. Von den neuro-epithelialen Zellen im Osphradialepithel schreibt er folgendes: „J'ai obtenu par ce procédé d'excellentes coupes dans lesquelles les contours des cellules épithéliales indifférentes et celui de leurs noyaux sont nettement indiqués par une teinte grise faible; les nerfs sont d'un noir violacé; mais les cellules nerveuses et neuro-épithéliales se détachent avec une précision extraordinaire; elles sont colorées en rouge violet, et leur noyau possède la même teinte, plus intense; si l'immersion dans le chlorure d'or a été prolongée ou si le réactif est concentré (1/1000); sans cela le noyau est presque incolore, le corps de la cellule restant toujours vivement teinté (fig. 8). Il est impossible avec de telles préparations d'avoir le moindre doute sur la nature neuro-épithéliale des éléments dont il s'agit" (S. 150). Und weiter fährt BERNARD fort: „Il résulte des observations précédentes que ces cellules neuro-épithéliales sont en connexion avec les nerfs par l'intermédiaire des cellules multipolaires (fig. 6). Ces dernières se rencontrent à diverses hauteurs et ne sont pas uniquement accolées à la membrane basilaire" (S. 151). Von diesen neuro-epithelialen Zellen sagt BERNARD noch: „Leur forme est toujours celle d'un fuseau: il n'est jamais cylindrique. Le noyau est rond ou ovale, a réticulum peu serré Le filet proximal, unique, de la cellule présente bien les réactions d'un nerf; on y trouve des granulations ou épaississements irréguliers, et l'on peut même quelquefois le suivre jusqu'à une cellule multipolaire (fig. 6). Cette dernière est-elle quelquefois en relation avec plusieurs cellules neuro-épithéliales? Diverses préparations me font incliner vers l'affirmative Les têtes (der Neuro-epithelialen Zellen) (fig. 7, t et t') ont toutes les formes possibles, depuis celle d'un long bâtonnet jusqu'à celle d'une petite masse ovoïde. Le col est presque toujours distinct." Ausser Neuro-epithelialen Zellen kom-

men im Osphradialepithel auch noch indifferente Zellen ohne Cilien vor, die aber Pigmentkörner enthalten und Zellen mit Cilien, die keine Pigmentkörner enthalten. Nach BERNARD ist der Unterschied zwischen diesen beiden Zellarten aber nicht fundamental. Beide Zellarten (d.h. neuro-epitheliale, pigmentierte und cilientragende Zellen) stehen neben einander. In jedem Blättchen hat man also drei Regionen. Auch Drüsenzellen sind vorhanden, besonders im Gebiete der bewimperten Zellen.

Die übrigen von BERNARD untersuchten Monotocardia zeigen im Wesen denselben Bau des Osphradiums; auch hier beschreibt BERNARD neuro-epitheliale Zellen im Osphradialepithel und nirgends spricht er von freien Nervenendigungen.

Die Diotocardia schliessen sich, oberflächlich betrachtet, was ihr Osphradium anlangt, am besten den Lamellibranchia und Opisthobranchia an. Der Kiemennerv enthält auch hier ein Branchialganglion, das bei *Neritina* aus einem Belag von Ganglienzellen besteht. Bei *Fissurella* geht ein Nerv vom Branchialganglion ab, der der efferenten und afferenten Seite der Kiemen-scheidewand entlang zieht und feine Nervenfibrillen ins erhöhte Osphradialepithel schickt. Die Nervenfibrillen enden in neuro-epithelialen Zellen. Dieser Nerv schickt aber auch ein Nervenästchen in jedes Kiemenblättchen, und innerviert also Osphradium und Kieme zugleich. Das Branchialganglion sendet bei *Fissurella* keine Fibrillen ins Osphradialepithel, während die Ganglienzellen die dem Branchialnerven bei *Neritina* aufliegen viele Fibrillen ins erhöhte Osphradialepithel schicken. Wie bei *Fissurella* ist das Osphradialepithel also höher als das umliegende Epithel und enthält neuro-epitheliale Zellen. Die Region der Ganglienzellen liegt bei *Neritina* vor dem Eintritt des Branchialnerven in die Kieme, sodass dieser Teil des Nerven nicht an der Innervierung der Kieme teilnimmt. Bei *Haliotis* und *Trochus*

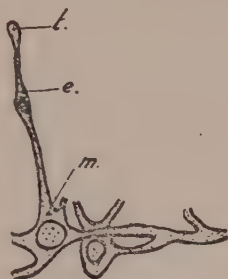


Fig. 9.

Fig. 9. Neuro-epitheliale Zelle in Verbindung mit multipolarer Nervenzelle (nach BERNARD).

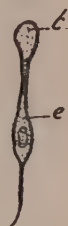


Fig. 10.

Fig. 10. Neuro-epitheliale Zelle (nach BERNARD).

findet man ein gut entwickeltes Branchialganglion auf dem Kiemennerven. Im Gegensatz zu *Fissurella* gehen zwei Nerven vom Branchialganglion ab. Der Äussere liegt dem Epithel der efferenten Seite der Kiemenscheidewand an und schickt Nerven-fibrillen in das erhöhte Osphradialepithel; er hat wenige Ganglienzellen. Das Osphradialepithel liegt hier auch über dem Branchialganglion und dieses schickt ebenso wie der genannte Nerv Fibrillen zum Osphradium. Ein zweiter Nerv geht vom Branchialganglion ab und innerviert die Kieme. Es ist hier also im Vergleich mit *Fissurella* Arbeitsverteilung eingetreten. Das Osphradialepithel enthält viele Flimmerzellen, wenige Drüsenzellen und viele neuro-epithelialen Zellen. BERNARD beschreibt bei *Haliotis* ein interepitheliales Nervennetz mit multipolaren Ganglienzellen. Diese stehen wieder mit den neuro-epithelialen Zellen in Verbindung.

Auch CROFTS (1929) untersuchte das Osphradium von *Haliotis* und fand wie BERNARD Flimmerzellen, Drüsenzellen und neuro-epitheliale Zellen. Diese letzteren sind sehr zahlreich und auf Tafel VI, Fig. 25 ihrer Arbeit abgebildet.

Gründlich hat GARNAULT (1887) das Osphradium bei *Cyclostoma elegans* untersucht. Was die Lage anlangt sagt GARNAULT: „Elle est située sur la face antérieure du manteau du côté gauche, à très peu de distance de la ligne d'attache de cet organe au reste du corps” (S. 101). Unter dem Osphradialepithel liegt ein Ganglion, das mit dem Supraintestinalganglion mittels eines Nerven zusammenhängt, der auch das Osphradium mittels einer Anastomose mit dem linken Pedalganglion verbindet. Vom Ganglion aus gehen viele Nerven-fibrillen zum Osphradialepithel. Dieses ist aus epithelialen und neuro-epithelialen Zellen aufgebaut. Beide Zellarten bildet GARNAULT auf seiner Tafel 7, Fig. 48 ab. Die epithelialen Zellen sind pigmentiert und tragen Cilien. Die neuro-epithelialen Zellen können auch Cilien tragen, aber nur wenige; auch sind diese Cilien der neuro-epithelialen Zellen steif. Die meisten neuro-epithelialen Zellen entbehren der Cilien. Sie hängen mit den Nerven-fibrillen, die vom Ganglion ausgehen, zusammen. Auch GARNAULT beschreibt nichts, das auf freie Nervenendigungen hindeutet.

THIELE (1927) fand bei *Pseudocyclotus* ein Osphradium, das „ganz ähnlich beschaffen ist wie bei *Pomatias elegans* (= *Cyclostoma elegans*) nach GARNAULT's Beschreibung.”

Nur DAKIN (1912) weicht in seiner Untersuchung über *Bucci-*

num von den vorigen Beschreibungen ab. Auch DAKIN fand, wie BERNARD bei *Cassidaria*, dass die Zellen in den Blättchen des Osphradiums in Regionen angeordnet sind und zwar fand er ein Gebiet von Flimmerzellen, eines von Drüsenzellen und ein sensitives Gebiet. Innerhalb dieser letzten Region fand er pigmentierte Zellen. Von den neuro-epithelialen Zellen sagt DAKIN: „If the osphradium is an important sense organ (and one would assume so from the size of the nerves innervating each leaflet, as well as from the great central ganglion) and if the nerve endings are neuro-epithelial cells we should expect the latter to be numerous and fairly obvious. The contrary is, however, the case, and in the ordinary sections it is hardly possible to make out many cells of a different type from the pigment cells already described” (S. 80).

DAKIN ist der Meinung, dass auch bei *Buccinum* freie Nervenendigungen vorhanden sind und er identifiziert das Organ mit dem Osphradium der Lamellibranchia. DAKIN sagt in dieser Hinsicht: „BERNARD merely states that there is an inter-epithelial network of nerve fibrils, and leaves one to assume that these are all connected with neuro-epithelial cells. The real case is as follows: Below the epithelium runs the nerve, and with the nerve fibres are multipolar ganglion cells. From these multipolar cells delicate neurofibrillae pass out and enter the epithelial region. Here they branch in all directions and finally reach the surface. They run through the cuticular seam in a parallel manner perpendicular to the plane of the epithelium and appear, therefore, as striae in sections. So far, RANVIER's gold methods have not been used, and BERNARD's neuro-epithelial cells have not been actually re-investigated by the methods he used. The nerve network with the free nerve endings is, however, present and is without doubt the important sensory structure in the organ. By ordinary methods and macerations no obvious or numerous sense cells were found. The structure is, in my opinion, identical with that of the lamellibranch osphradium” (S. 81). Obgleich DAKIN freie Nervenendigungen im Osphradium von *Buccinum* beschreibt, verneint er doch auch nicht ganz das Vorkommen neuro-epithelialer Zellen.

Die Innervierung bei den Prosobranchia ist von BOUVIER (1887) genau untersucht worden. Sie geschieht beim linken Osphradium immer vom Supra-intestinalganglion aus, und beim rechten, wenn es vorhanden ist, vom Subintestinalganglion

aus. Das Osphradium der Diotocardia erhält immer nur einen Nerven, das der Monotocardia viele Nervenfasern vom Supra-intestinalganglion, während auch der supraintestinale Ast des Pleuro-Viszeralconnectivs bei den Monotocardia Ästchen in das Osphradium schickt. Wenn das Osphradium sich bis in den Siphon erstreckt, erhält es auch Ästchen vom linken Pallealnerven. Das Vorkommen neuro-epithelialer Zellen im Osphradium der Prosobranchia ist meiner Meinung nach gesichert, weil fast alle genannten Autoren in dieser Hinsicht übereinstimmen.

3. MORPHOLOGIE DES OSPHRADIUMS.

Aus den grundlegenden Untersuchungen BERNARD's (1889) über das Osphradium der Prosobranchia geht hervor, dass das Organ bei den niederen Prosobranchia ein einfach gebautes Organ darstellt und sich bei den höher stehenden Tieren zu einem grösseren und komplizierten Organ ausbildet. Bei den höchst entwickelten Prosobranchia hat das Osphradium sogar die Gestalt einer kleinen Kieme und früher hat man es auch als eine Kieme gedeutet. Bei den Opisthobranchia und Lamellibranchia hingegen hat das Osphradium, so weit es bis jetzt untersucht worden ist, einen sehr einheitlichen und einfachen Bau und schliesst sich, oberflächlich betrachtet, am besten dem der Diotocardia an. Die Verhältnisse der Innervierung bei den Lamellibranchia sind aber weniger konstant. PELSENER (1891) und DAKIN (1910) haben, wie wir gesehen haben, eine Innervierung des Osphradiums bei mehreren Lamellibranchia vom Cerebro-viszeralconnectiv aus gefunden, z.B. bei *Macra stultorum*. Bei dieser Art nimmt PELSENER neben einer Innervierung vom Cerebralganglion (d.h. mittels des Cerebro-viszeralconnectivs) auch eine Innervierung vom Viszeralganglion aus an. FISCHER (1915) beschreibt aber bei *Macra coquimbana* eine Innervierung bloss vom Viszeralganglion aus, während ich bei *Macra subtruncata* eine ähnliche Innervierung fand, wie FISCHER sie beschreibt. Vergleichend anatomisch ist diese Teilnahme des Cerebro-viszeralconnectivs an die Innervierung des Osphradiums mir dann auch nicht recht begreiflich, weil doch bei fast allen Mollusken die Innervierung von den Parietalganglien aus stattfindet, was auch für die meisten Lamellibranchia zutrifft. Wahrscheinlich betrifft es hier nur systematische Unterschiede.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Homologie des Osphradiums in den hier betrachteten Tiergruppen sind die

Lage, die Innervierung und der histologische Bau zu beachten. Die Osphradien liegen in den drei Tiergruppen stets an der morphologischen Hinterseite der Kiemen und zwar über Nerven, die von den Parietalganglion entspringen. Bei den Opisthobranchia, die nur die rechte Kieme besitzen und bei denen auch nur das rechte Osphradium besteht, kommt der innervierende Nerv vom rechten Parietalganglion. Bei den Lamellibranchia entspringen sie zwar von den Viszeralganglien, aber hier sind die Parietalganglien in den Viszeralganglien aufgegangen. In diesem Nerv ist in den drei Gruppen ein Branchialganglion eingeschaltet; über diesem Ganglion liegt das Osphradialepithel, das Nervenfibrillen vom Branchialganglion enthält, während vom Branchialganglion aus auch die Kieme innerviert wird. Lage und Innervierung stimmen in den drei Gruppen also überein und SPENGLER und RAWITZ, welche diese Factoren berücksichtigten, sind der Meinung, dass die Osphradien der Mollusken homolog sind. Wenn wir jetzt aber den histologischen Bau betrachten, so sehen wir, dass bei den Opisthobranchia und Lamellibranchia freie Nervenendigungen der Ganglienzellen des Branchialganglions im Osphradium vorhanden sind, die den Diotocardia fehlen, während die Diotocardia und Prosobranchia überhaupt neuro-epitheliale Zellen im Osphradialepithel besitzen, die den beiden ersten Gruppen fehlen. Das Osphradium hat in den verschiedenen Tiergruppen verschiedenen Bau und der morphologische Wert ist also nicht überall derselbe. Zwar sind die Osphradien der Lamellibranchia und Opisthobranchia homologe Organe, aber das Osphradium der Prosobranchia schliesst sich diesen nicht an. Bekanntlich ist nach den herrschenden Meinungen die Kieme in den hier betrachteten Tiergruppen ein homologes Organ; an der Basis oder in der Nähe dieser Kieme liegt also das morphologisch nicht einheitliche Osphradium. Die Definition „Ctenidium ist Kieme + Osphradium“ ist also nicht richtig.

Schon SPENGLER (1881), LANKESTER (1883) und HESCHELER (1900) (in LANG's Lehrbuch) haben auf den physiologischen Zusammenhang von Kieme und Osphradium aufmerksam gemacht und schreiben dem Osphradium die Funktion zu das Atemwasser zu prüfen. Die Lage an der Kiemenbasis im Strome des einflussenden Wassers und die Verbindung des Kiemennerven mit Osphradium und Kieme spricht für diesen Zusammenhang. Meiner Meinung nach ist man aber, was die Feststellung

der Funktion betrifft, zu weit gegangen. Bau und Lage Lehren uns die Funktion nicht kennen. Zwar ist ein Organ eine morpho-physiologische Einheit und man kann also aus dem Bau etwas über die Funktion schliessen, hier z.B. dass das Osphradium ein Sinnesorgan ist, aber weiter darf man nicht gehen. Mehrere Forscher (z.B. RAWITZ und MONK) haben darauf aufmerksam gemacht, dass das Osphradium einiger Lamellibranchia auch nicht im Strom des einflussenden Wassers liegt. Die Feststellung der Funktion hat also noch mit Hilfe des Experiments zu geschehen.

ERKLÄRUNG DER ABKÜRZUNGEN IN DEN FIGUREN.

b.w.	= Bindegewebe.	k.z.	= kubische Zelle.
c.	= Cuticula.	m.	= multipolare Nervenzelle.
dr.z.	= Drüsenzelle.	os.ep.z.	= osphradiale Epithelzelle.
e.	= Neuro-epitheliale Zelle.	os.gl.	= Osphradialganglion.
ep.	= Epithel.	p.z.	= Prismenzelle.
fl.z.	= Flimmerzelle.	t.	= Erweiterung der neuro-epithelialen Zelle.
fr.n.	= freie Nervenendungen.		
gl.z.	= Ganglionzelle.		

LITERATUR.

- BERNARD, F., 1890. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. nat. Zool. (7), t. 9.
- BISPRINGHOFF, W., 1915. Über die Anatomie von *Modiolarca trapezina* Lamarck nebst Bemerkungen zu ihrer Entwicklungsgeschichte. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 53, 1915.
- BOUVIER, E. L., 1887. Système nerveux. morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. nat., Zool. 7, t. 3.
- CLASING, THEA, 1923. Beitrag zur Kenntnis des Nervensystems und der Sinnesorgane der Mytiliden. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 59.
- CROFTS, DORIS R., 1929. *Haliotis*. Mem. Liverpool mar. biol. Committ.
- DAKIN, W. J., 1910. *Pecten*. Mem. Liverpool mar. biol. Committ.
- , 1910. The visceral ganglion of *Pecten*, with some notes on the physiology of the nervous system and an inquiry into the innervation of the osphradium in the Lamellibranchiata. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 20.
- , 1912. *Buccinum*. Mem. Liverpool mar. biol. Committ.
- FISCHER, R., 1915. Über die Anatomie von *Macra* (*Mulinia*) *coquimbana* Philippi. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 53.
- FRIEDENFELD, T., 1897. Das centrale Nervensystem von *Anodonta*. Biol. Centralblatt, Bd. 17.
- GARNAULT, P., 1887. Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Thèse, Bordeaux.
- GILCHRIST, J., 1894. Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Correlation und Function der Mantelorgane der Tectibranchiaten. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 28.

- OGUCHRIST, J., 1898. Notes on the minute structure of the nervous system of the Mollusca. Journ. Linnean Soc., Zool. vol. 24.
- GRIESER, E., 1913. Über die Anatomie von *Chama pellucida* Broderip. Zool. Jahrb., Suppl. 13.
- GUART, J., 1901. Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides. Mem. Soc. Zool. France. t. 14.
- HISCHLER, K., 1900. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (A. Lang). Mollusca.
- IGEL, J., 1908. Über die Anatomie von *Phaseolicama magellanica* Rousseau. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 26.
- KEMPAR, J., 1913. Beiträge zur Kenntnis der Familie der Eryciniden und Carditiden. Zool. Jahrb., Suppl. 13.
- LANKESTER, E. RAY, 1883. Mollusca. Encyclopaedia Britannica, vol. 16.
- LIST, TH., 1902. Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.
- MAZZARELLI, G. F., 1893. Monografia delle Aplysiadae del golfo di Napoli. Mem. Soc. Ital. Sc., t. 9.
- MERTON, H., 1914. Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken. I. Opisthobranchia. Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt a. M., Bd. 36.
- MONK, CERIL R., 1928. The anatomy and life-history of a fresh-water Mollusk of the genus *Sphaerium*. Journ. Morph. and Physiol., vol. 45.
- PELSENEER, P., 1891. Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. biol., vol. 11.
- — —, 1894. Recherches sur divers Opisthobranches. Mem. couronnés de l'Acad. R. de Belgique, t. 53.
- RAWITZ, B., 1888. Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. 22.
- SPENGEL, J. W., 1881. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 35.
- SIEMPELL, W., 1898. Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb., Suppl. 4.
- THIELE, JOH., 1927. Über die Schneckenfamilie der Assimineidae. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 53.
- VAYSSIÈRE, A., 1885. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du Golfe de Marseille. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, t. 2.
- WILLIGEN, C. A. VAN DER, 1920. Onderzoekingen over den bouw van het zenuwstelsel der Lamellibranchiaten. Dissertatie, Utrecht.

OLIGOCHÄTEN VON NIEDERLÄNDISCH-INDIEN

VON

W. MICHAELSEN.

ZOOLOGISCHES MUSEUM, HAMBURG.

Das in dieser kleinen Arbeit behandelte Material gehört dem Zoologischen Museum zu Amsterdam und dem Zoologischen Museum zu Buitenzorg an. Ich spreche den Herren Prof. Dr. L. F. DE BEAUFORT und Dr. K. W. DAMMERMAN meinen herzlichen Dank dafür aus, dass sie mir dieses Material zur Untersuchung anvertraut haben. Als geographisches Ergebnis ist zu erwähnen, dass die erst kürzlich aufgedeckte Verbreitung der in Neuguinea beheimateten *Pheretima*-Untergattung *Metapheretima* nach Westen, gen Sumatra, einen weiteren Nachweis erhält.

Familie TUBIFICIDAE.

Limnodrilus hoffmeisteri Clap.

1861, *L. h.* Claparède. Recherches anatomiques sur les Oligochètes. In: Mém. Soc. Genève, Bd. 16, II.

1900, *L. h.* Michaelsen. Oligochaeta. In: Tierreich. Lief. 10. S. 43 (hier auch weitere alte Literatur).

1899, *L. gotoi* part. Hatai. On *Limnodrilus gotoi* n. sp. In: Annot. Zool. Japon., Bd. 3, Teil 1, S. 5.

1912, *L. socialis* Stephenson. On *Branchiura sowerbyi*. Beddard, and on a new species of *Limnodrilus* with distinctive characters. In: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Bd. 48, S. 294, Taf. 48 Fig. 9-16.

1913, *L. gotoi*. Nomura. On Two Species of Aquatic Oligochaeta. *Limnodrilus gotoi* Hatai and *Limnodrilus willeyi*, n. sp. In: Journ. Coll. Sci. Tokyo, Bd. 35, Art. 4, S. 3, Textf. 1-24.

1917, *L. socialis*. Stephenson. Aquatic Oligochaeta from Japan and China. In: Mem. Asiat. Soc. Bengal. Bd. 6, S. 93, Taf. 4 Fig. 6, 7.

1932, *L. s.* Boldt. in Michaelsen und Boldt. Oligochaeta der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition, S. 598.

FUNDANGABE: West-Java. Buitenzorg. Botanischer Garten (Plantentuin) in einem Teich; A. G. VORSTMAN, 12. Juni 1927.

Die Untersuchungen an dem mir zur Verfügung stehenden

Material führen mich dahin, *L. socialis* Steph. samt seinem Synonym *L. gotoi* (s.s.) Nomura mit dem in Europa allgemein verbreiteten *L. hoffmeisteri* Clap. zu verschmelzen. Die von STEPHENSON (1912, S. 201) angeführten Abweichungen von der 1900 (S. 42) von mir aufgestellten Diagnose der Gattung *Limnodrilus* und damit auch von der alten Art *L. hoffmeisteri*, beruhen darauf, dass jene veraltete und nach spärlichen Angaben über die verschiedensten Arten zusammengestellte Diagnose nicht für alle Arten, zumal auch nicht für *L. hoffmeisteri*, zutrifft, und dass gerade *L. hoffmeisteri* zu den bis dahin nur unvollständig bekannten Arten gehört. STEPHENSON führt besonders folgende Punkte an, in denen *L. socialis* von der alten *Limnodrilus*-Diagnose, und damit von *L. hoffmeisteri*, abweichen soll: 1) „absence of a subintestinal vessel“ – CLAPARÈDE sagt in der Originalbeschreibung seiner Art nichts von diesem Gefäss. Man darf also annehmen, dass es auch bei *L. hoffmeisteri* wie bei *L. socialis* fehlt. 2) „in the presence of only one pair of hearts“ –, ebenfalls nur eine irrtümliche Note in meiner alten Diagnose, denn CLAPARÈDE gibt an (1861, s. 33), dass nur die Transversalgefässe des 8. Segments herzförmig erweitert seien. 3) „absence of a terminal dilatation of the nephridial canal“ –, das, was man zweifellos irrtümlich an der betreffenden Abbildung CLAPARÈDE's (1861, Taf. 1 Fig. 2a) für ein solches Endbläschen halten konnte, lässt sich bei unvoreingenommener Prüfung auch als ein kreisförmiger Ausschnitt der Leibeswand mit der Aussenansicht des Nephridialporus deuten. 4) „apparently in the ventral position of the dorsal vessel“ –, um diesen wichtigen Punkt zu klären, habe ich 2 sicherlich zu *L. hoffmeisteri* gehörige Würmer aus der Niederelbe bei Hamburg an Querschnitten durch den Mittelkörper und durch die Geschlechtsregion (im 10. und 11. Segment) untersucht und kann danach feststellen, dass sie in der ventralen, bzw. ventrallateralen Lage des Rückengefässes genau mit STEPHENSON's Schilderung übereinstimmen. Nun zeigt allerdings das Rückengefäss in der Abbildung CLAPARÈDE's von einem Querschnitt durch *L. hoffmeisteri* (1861, Taf. 1 Fig. 7) eine genau dorsalmedianen Lage; es ist aber nicht angegeben, von welchem Körperteil dieser Querschnitt genommen ist. Vielleicht zeigt er ein Segment etwas vor der Geschlechtsregion, bei dem das Rückengefäss auch in *L. socialis* die gewöhnliche dorsale Lage aufweist. Vielleicht auch ist *L. hoffmeisteri* in dieser Hinsicht variabel, und dem würde die Angabe NOMURA's entsprechen,

nach der das Rückengefäß in Segment 9 bis ? 17 seines *L. gotoi* ventral, nahe dem Bauchgefäß verläuft und weiterhin seine Lage an der Dorsalseite wieder einnimmt (1913, S. 21).

Ein Hauptgewicht legt STEPHENSON (1917, S. 94) bei der Unterscheidung der *Limnodrilus*-Arten auf das Vorkommen bzw. Fehlen von Spermozeugmen („spermatophores“) in den Samentaschen, und unterscheidet damit auch *L. socialis* von *L. hoffmeisteri*. Dieser einerseits durch Negation gebildete Gegensatz ist aber nicht ausreichend; die Formel lautete richtiger: „In gewisser Periode der Geschlechtstätigkeit einerseits Spermozeugmen, anderseits formlose Spermienmassen in den Samentaschen“. Weder STEPHENSON noch NOMURA, die lebendes Material untersuchen und konservieren konnten, fanden formlose Spermienmassen, die ihnen doch nicht hätten entgehen können, in den Samentaschen. STEPHENSON (1912, S. 300) fand „a granular coagulation“ und NOMURA (1913, S. 33) „fine granular contents, which are the secretions of the gland cells“. Letzterer weist zugleich darauf hin, dass VEJDOVSKY bei seinem *L. hoffmeisteri* die Samentaschen leer fand (1884, S. 48). Das mir vorliegende Material von Buitenzorg enthielt wie die von BOLDT (1932, S. 598) offenbar aus der gleichen Örtlichkeit stammenden, als *L. socialis* bestimmten Stücke und wie auch meine *L. hoffmeisteri* aus der Niederelbe Spermozeugmen in den Samentaschen. Die Erklärung dieser Verschiedenheit liegt auf der Hand. Nur während einer kurzen Periode der Geschlechtstätigkeit finden sich Spermien – bei *L. hoffmeisteri* in Form von Spermozeugen – in den Samentaschen; und offenbar tritt diese Periode bei den ausgewachsenen Tieren einer Örtlichkeit annähernd zu gleicher Zeit ein. VEJDOVSKY, STEPHENSON und NOMURA sammelten ihr Material zufällig in Zeiten, wo diese Periode noch nicht eingetreten war, wenn nicht zu einer Zeit, da die Samentaschen ihre Spermozeugmen schon abgegeben hatten. Da sich überhaupt keine Spermien in den Samentaschen fanden, so erscheint mir diese Erklärung einwandfrei.

Familie MEGASCOLECIDAE.

Pheretima (Ph.) *petahana* nov. spec. (Fig. 1).

FUNDANGABE: Holländisch-Borneo, Long Petah („Punt D.“ im Innern Borneos gelegen?) \pm 1200 m hoch; H. C. SIEBERS (Midden Borneo Expeditie, 1925) – 1 Stück.

BESCHREIBUNG. Grössenverhältnisse: Länge 95 mm, Dicke 5 mm, Segmentzahl 123.

Färbung im allgemeinen eintönig grau, Gürtel grauviolett. Segmente am Vorderkörper dreiringlig mit etwas erhabenen, die Borsten tragenden Mittelringeln.

Borsten zart. Borstenketten ventralmedian mässig weit unterbrochen, dorsalmedian unregelmässig, zum Teil weit unterbrochen, ventral dichter als dorsal. Borstenzahlen: 38/III, 45 VII, 45/XI, 41/XIII, 43/XXVII (Zählung nicht ganz genau?).

Erster Rückenporus auf Intersegmentalfurche 11/12.

Gürtel ringförmig, am 14. – 16. Segment (= 3), anscheinend ohne Borsten.

Männliche Poren ganz unscheinbar, auf schwach erhabenen querovalen Porophoren ventral am 18. Segment, ungefähr $\frac{1}{5}$ des Körperumfanges voneinander entfernt.

Weibliche Poren?

Samentaschenporen unscheinbar, 2 Paar, auf Intersegmentalfurche 7/8 und 8/9, dorsal gelegen, über die Ventralseite ungefähr $\frac{5}{8}$ des Körperumfanges voneinander entfernt.

Akzessorische Pubertätsorgane: 2 Paar ziemlich undeutliche kreisrunde Pubertätspapillen am 8. und 9. Segment etwas unterhalb der Linien der Samentaschenporen, etwas oberhalb der Seitenmittellinien.

Dissepimente sämtlich zart, 8/9 und 9/10 scheinbar fehlend.

Darm: Ein ziemlich grosser Muskelmagen zwischen Dissepiment 7/8 und 9/10. Darmblindsäcke scheinen zu fehlen, wenigstens konnte ich sie an dem heil herausgelösten, aber allerdings stark verschrumpften Mitteldarm nicht nachweisen.

Vordere männliche Geschlechtsorgane: Holoandrisch. Ein Paar kleine, fast ganz von den vorderen Samentrichtern ausgefüllte Testikelblasen vollkommen von einander getrennt hinten ventral im 10. Segment. Sie kommunizieren mit je einem rundlichen, mässig grossen, nicht ohne weiteres zur Ansicht kommenden Samensack im 11. Segment. Ein Paar sehr grosse, Samensack-artige Testikelblasen im 11. Segment, die Samensäcke des vorderen Paares (sowie die Herzen des 11. Segments?) umhüllend und durch einen engen Querkanal miteinander verbunden. Ein Samentrichter ventral im hinteren Winkel dieser Testikelblasen, die mit je einem grossen sackförmigen freien Samensack im 12. Segment kommunizieren. Samensack-Anhänge scheinen nicht gebildet zu sein.

Hintere männliche Geschlechtsorgane: Drüsenteil der Prostaten ein unregelmässig rechteckiges, platt an die Leibeswand im 17.–21. Segment angedrücktes Paket von locker traubiger Struktur, dessen Einzelteile leicht auseinander fallen, Ausführungsgang gerade quer verlaufend, mässig dick und ziemlich kurz. Kopulationstaschen fehlen.

Samentaschen (Fig. 1): Ampulle plattgedrückt-eiförmig, fast kugelig. Ausführungsgang sehr klein, kegelförmig, etwa so lang wie am Austritt aus der Ampulle dick und hier kaum $\frac{1}{4}$ so dick wie die Ampulle. In den Ausführungsgang mündet ein blindschlauchförmiges Divertikel, das ungefähr so lang wie die Haupttasche (Ampulle samt Ausführungsgang) oder ein wenig länger ist. Es besteht aus einem sehr dünnen Stiel und einem ziemlich scharf abgesetzten,



Fig. 1. *Pheretima* (Ph.) *petahana*; Samentasche, vergr.

dicken, länglich ovalen Samenraum, der fast so lang wie der Stiel ist. Das Divertikel ist entweder in ganzer Länge gerade gestreckt oder im ektalen Teil des Stieles etwas verbogen.

ERÖRTERUNG. *Ph. petahana* steht den ebenfalls von Borneo stammenden Arten *Ph. murudi* Ude und *Ph. hagemanni* Ude (1932, S. 125, Textfig. 4, bzw. S. 126, Textfig. 5) nahe, unterscheidet sich von ihnen aber bedeutsam dadurch, dass ihre Samentaschenporen dorsal liegen, nicht der ventralen Medianlinie bzw. den seitlichen Mittellinien genähert, wie bei jenen. In der Gestaltung der Samentaschen ähnelt sie ihnen sehr, wenn auch der Ampullen-Ausführungsgang kleiner, und nicht walzenförmig, sondern kegelförmig ist, und der Divertikelstiel den Samenraum an Länge etwas übertrifft. Bedeutsame Unterschiede scheinen auch in den vorderen männlichen Geschlechtsorganen zu bestehen, und die Borstenzahlen sind bei *Ph. petahana* wohl etwas grösser als bei den verwandten Arten, wenn auch im Verhältnis zu anderen *Pheretimen* noch ziemlich gering.

***Pheretima* (Ph.) *doraa* nov. spec.** (Fig. 2 und Taf. II Fig. 4–6).

FUNDANGABE: Celebes, POSSO; KRUYT, 1898 (1 gut erhaltenes Stück, Eingeborenen-Name: „Doraa“).

BESCHREIBUNG: Grössenverhältnisse: Länge 150 mm, Dicke 3–5 mm, Segmentzahl ca 120.

Färbung eintönig hell gelblichgrau; Gürtel hell rauchgrau.

Kopf epilobisch (ca 1 2); dorsaler Kopflappenfortsatz hinten gerundet und geschlossen.

Borsten im allgemeinen zart, etwa am 4.-6. Segment etwas vergrößert. Borstenketten ventralmedian geschlossen, ventral viel enger als lateral und dorsal, dorsal sehr unregelmässig angeordnet, hier anscheinend viele Borsten abortiert, dorsalmedian unregelmässig unterbrochen. Borstenzahlen: 40 VI, 45 X, 54 XVII, 58/XXII (Zählung nicht ganz genau).

Gürtel ringförmig, am 14.-16. Segment (= 3), anscheinend ohne Borsten.

Männliche Poren ventral in der Borstenzone des 18. Segments, ungefähr $\frac{1}{7}$ des Körperumfanges voneinander entfernt, auf ziemlich grossen, warzenförmigen, fast kreisrunden Porophoren, deren Basis nicht die ganze Länge des 18. Segments einnimmt.

Weibliche Poren unscheinbar (nicht erkannt).

Samentaschenporen unscheinbar, 2 Paar auf Intersegmentalfurche 7/8 und 8 9, die eines Paares ungefähr $\frac{1}{7}$ des Körperumfanges voneinander entfernt.

Akzessorische äussere Pubertätsbildungen: Je ein Paar kleine kreisrunde, kaum erhabene Pubertätspapillen in der Borstenzone des 18. Segments dicht medial an den männlichen Porophoren und vorn am 19. Segment in den Linien der männlichen Poren. Dazu je 1 unpaarige ventralmedian in der Borstenzone des 18. Segments und vorne am 19. Segment. Diese letzteren sind anscheinend mehrteilig, ersetzt durch eine Gruppe von 3 (?) ungemein winzigen Drüsenfeldchen.

Dissepimente sämtlich zart, 10/11 und 11/12 sehr wenig verstärkt, aber auch noch als zart zu bezeichnen, 8 9 fehlend, 9/10 vorhanden, aber ungemein zart.

Darm: Ein grosser Muskelmagen zwischen Dissepiment 7/8 und 9/10. Im 11.-14. Segment besitzt der Oesophagus Chylustaschen-Struktur der Wandung. Darmblindsäcke (Taf. II Fig. 4) der Hauptsache nach im 26. und 25. Segment gelegen, wahrscheinlich aber im 27. Segment entspringend. Die seitliche Darmwand des 27. Segments ist nicht deutlich modifiziert, vielleicht aber etwas aufgebläht und als Basis der seitlichen Blindsäcke anzusehen. Die Basalpartie der Darmblindsäcke im 26. Segment ist sehr breit. Beim Übertritt in das 25. Segment verschmälern sich die Blindsäcke in ziemlich scharfem Absatz. Die weiterhin sich verschmälernde Partie im 25. Segment ist

zunächst nach oben und dann nach hinten abgebogen und endet in einem kurz-fingerförmigen Blindsack. Die Darmblindsäcke sind nicht einfach, sondern in viele fingerförmige Läppchen zerschlitzt. Diese Läppchen ragen aber nur mit einem kleinen Endteil frei über den ventralen Rand der Blindsäcke hinaus, besonders regelmässig an dem schmäleren Teil im 25. Segment. Die proximalen Teile der fingerförmigen Läppchen, deren Länge wohl ungefähr der Breite der Darmblindsäcke an der betreffenden Stelle entspricht, sind fest miteinander verwachsen und nur durch mehr oder weniger deutliche Grenzfurchen an der Breitseite der Darmblindsäcke markiert, besonders an dem breiten Basalteil derselben sehr unregelmässig.

Letzte Herzen im 13. Segment.

Vordere männliche Geschlechtsorgane (Fig. 2) holoandrisch. Die Testikelblasen des vorderen Paares, ventral unter dem Darm gelegen, haben einen breiten, etwas gewölbten,

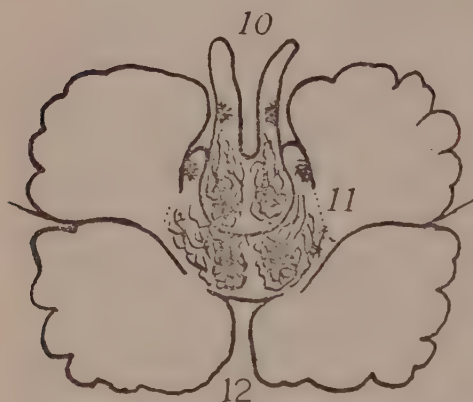


Fig. 2. *Pheretima* (Ph.) *doroa*, männliche Geschlechtsorgane, flach ausgebreitet und von oben gesehen; schematisch.

ventralmedian mit dem der Gegenseite fast in ganzer Länge verschmelzenden Basalteil, der nach vorn in einen langen, mässig dicken walzenförmigen, am Ende gerundeten Anhang ausgezogen ist. Die Testikelblasen des hinteren Paares sind ähnlich gestaltet, von denen des vorderen Paares, an die sie eng anschmiegt sind, nur durch ihre Wandung bzw. durch das dünne

Dissepiment 10/11 getrennt; doch ist ihr nach vorne gehender Anhang kürzer als der des vorderen Paares. Die breiten Basalteile der Testikelblasen sind fast ganz von je einem grossen, vielfach gefalteten Samentrichter ausgefüllt. Je eine rosettörmige Hode ragt eine kurze Strecke vor dem Samentrichter von der medialen Wandung des walzenförmigen Anhangs in dessen Lumen hinein. Bei dem langen Anhang der vorderen Testikel-

blasen liegt die Hode weit hinter dem vorderen Blindende des Anhanges, bei dem kürzeren Anhang der hinteren Testikelblasen weniger weit vom Blindende entfernt. 2 Paar grosse, dick plattenförmige Samensäcke ragen im 11. und 12. Segment seitlich am Darm in die Höhe und über ihn hinweg, die eines Paares dorsalmedian über dem Darm aneinander stossend, ohne miteinander zu verschmelzen. Die Samensäcke einer Seite stossen eng aneinander, sie sind nur durch das Dissepiment 11/12 von einander getrennt. Die oberen Ränder der Samensäcke sind ziemlich verschieden tief, stellenweise ziemlich tief eingeschnitten, bzw. gelappt. Besondere Samensack-Anhänge sind jedoch nicht gebildet, wenn auch einzelne Lappen eine besondere Grösse zeigen. Die Samensäcke des vorderen Paares sind in gewisser Art mit dem Basalteile der Testikelblasen des hinteren Paares im 11. Segment verschmolzen, oder vielmehr von der zarten, ausgebreiteten Wandung dieser Testikelblasen mit umhüllt. Die Grenze zwischen Testikelblase und Samensack des 11. Segments wird nur durch die zarte Wandung des Samensackes gebildet, während die Testikelblase an dieser Stelle wandungslos erscheint.

Hintere männliche Geschlechtsorgane: Prostaten mit massig grossem, 3 Segmente einnehmendem, durch tieferen Einschnitt am entalen Pol zweiteilig gemachtem, im übrigen kernschnittigem und oberflächlich netzrissigem Drüsenteil. Ausführungsgang mässig dick, etwas muskulös glänzend, dabei massig lang und gerade gestreckt, quer verlaufend, unmittelbar in die Leibeswand eintretend. Kopulationstaschen sind nicht vorhanden.

Samentaschen des hinteren Paares (Taf. II Fig. 5 u. 6) viel grösser als die des vorderen Paares. Ampulle unregelmässig sackförmig, am entalen Ende verschieden eingekerbt und gelappt. Ausführungsgang scharf abgesetzt, dick spindelförmig, bei den kleinen Samentaschen des vorderen Paares ungefähr ebenso gross wie die Ampulle, bei den grösseren des hinteren Paares kleiner als die Ampulle. In die dicke Mittelpartie dieses Ausführungsganges mündet ein blindschlauchförmiges Divertikel ein, das ausgestreckt länger als die Haupttasche ist, infolge verschiedenartiger Schlängelung und Krümmung meist aber das entale Ende der Ampulle nicht überragt. Das Divertikel besteht aus einem grossen, länglich ovalen bis dick-walzenförmigen, dünnwandigen, einkammerigen entalen Samenraum und einem

dünnenen, unregelmässig gewundenen und geschlängelten, langen Stielteil, dessen ektaler Teil dickwandig muskulös und mit engem Lumen versehen ist, während sein entaler Teil (die Mittelpartie des Divertikels) dünnwandig ist, mit geringerer Muskulatur und sternförmigem, mässig weitem Lumen versehen. Durch unregelmässigen, stellenweise dicken Nephridienbelag ist die Gestaltung der Samentaschen „in situ“ etwas verschleiert.

***Pheretima (Ph.) elongata* (E. Perr.)**

FUNDANGABE: Salibaboe-Inseln, Salibaboe Liroeng; H. J. LAM, Juni 1926.

***Pheretima (Ph.) stelleri* (Mich.) var. *typica*.**

FUNDANGABE: Lobo, Karakelang; H. J. LAM, Juni 1926.

***Pheretima (Ph.) stelleri* (Mich.) var. *bonensis* Mich.**

FUNDANGABE: Molukken-Insel Boeroe, Station 7, L. J. TOXOPEUS, 1921.

***Pheretima (Ph.) floresiana* nov. spec. (Fig. 3 und 4, Taf. II Fig. 3).**

FUNDANGABE: Ost-Flores, Nordküste, Gipfel des Berges Noebi, 740 m hoch; v. D. LANCKE, 29. April 1908 (1 etwas erweichtes Stück).

BESCHREIBUNG: Grössenverhältnisse: Länge 150 mm, Dicke 6–7 mm, Segmentzahl ca 115.

Färbung ein unmassgebliches (nachgedunkeltes) gelblich grau, dorsal etwas dunkler. Gürtel dunkelbraun.

Borsten anteclitellial etwas vergrössert, zumal ventral; auch am Mittelkörper ventral ein wenig grösser als dorsal. Borstenketten ventral geschlossen, dorsalmedian unregelmässig unterbrochen. Borstenzahlen; 34/II, 50/V, 66 IX, 74. XIII, 80/XVII, 79/XIX, 81/XXIV.

Erster Rückenporus auf Intersegmentalfurche 13/14.

Gürtel ringförmig, am 14.–16. Segment (= 3), am 16. Segment ventral mit Borsten, im übrigen anscheinend ohne Borsten.

Sekundäre männliche Poren (Fig. 3): grosse mond-förmige oder unregelmässige Löcher ventral in der Borstenzone des 18. Segments auf grossen, die ganze Länge des 18. Segments

einnehmenden, kreisrunden, mässig stark erhabenen Porophoren, ungefähr $\frac{1}{4}$ des Körperumfanges von einander entfernt.

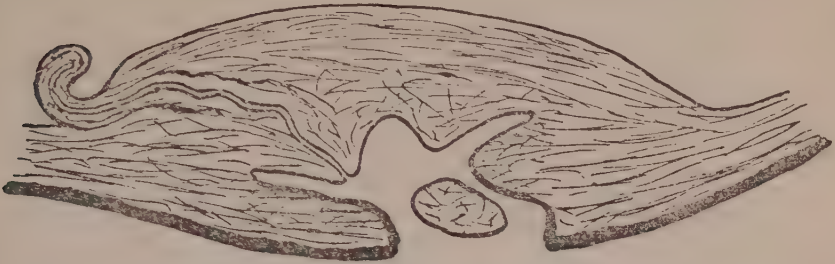


Fig. 3. *Pheretima* (Ph.) *floresiana*. Querschnitt durch die ventrale Leibeswand des 18. Segments mit dem primären und dem sekundären männlichen Porus und der Kopulationstasche; halb schematisch.

Weiblicher Porus unpaarig, ventralmedian am 14. Segment, ein nadelstichtiges Loch auf kleinem kreisförmigem Drüsenhof.

Samentaschenporen unscheinbar, 2 Paar ventral auf Intersegmentalfurche 7/8 und 8/9, die eines Paares ungefähr $\frac{1}{4}$ des Körperumfanges von einander entfernt.

Akzessorische äussere Pubertätsbildungen fehlen.

Dissepimente sämtlich zart, 8/9 und 9/10 fehlend (?).

Darm: Einer grosser Muskelmagen in normaler Lage. Darmblindsäcke vom 27.(?) Segment durch etwa 6 Segmente nach vorn hin ragend, sehr lang und schlank, ganz glatt und einfach.

Vordere männliche Geschlechtsorgane (Fig. 4): 2 Paar kleine Testikelblasen ventral im 10. und 11. Segment, alle 4 eng aneinander gelegt, aber nicht verschmolzen, die beiden eines Segments vielleicht durch Brückenteile miteinander kommunizierend (nicht genau erkannt), die des ersten Paares im 10. Segment etwas vorgewölbt, mit tiefem Einschnitt zwischen sich. 2 Paar grosse unregelmässig-zungenförmige oder plattenförmige Samensäcke kommunizieren mit je einer Testikelblase. Sie sind am Rande verschiedentlich eingeschnitten und mit Vorwölbungen versehen, deren einer am äussersten Rande als ein halbeingesenkter Samensack-Anhang anzusehen ist. Die Samensäcke gehören zweifellos dem 11. und 12. Segment an, wenn auch die des vorderen Paares weit nach vorn ragen

und die des hinteren Paares sich auch noch bis zur Querebene des vorderen Testikelblasenrandes vorwölben. Die ungemein zarten Dissepimente dieser Region liessen sich nicht genau deuten und sind offenbar stark verzerrt.

Hintere männliche Geschlechtsorgane (Fig. 3): Prostaten mit locker-traubigem, ungefähr 3 Segmente ein-

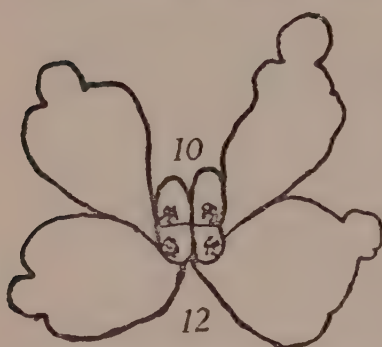


Fig. 4. *Pheretima (Ph.) floresiana*, vordere männliche Geschlechtsorgane, flach ausgebreitet und von oben gesehen; schematisch.

nehmendem Drüsenteil und dünnem Ausführgang, der in eine grosse, kreisrunde, mässig stark gewölbte Kopulations- tasche einmündet. Die Kopulationstasche ist dickwandig, muskulös und hat ein mässig grosses Lumen, das noch durch buckelförmige Vorwölbungen verengt wird. Der Prostaten- Ausführgang durchsetzt die Wandung der Kopulations- tasche unter geringen Schlängelungen und mündet auf der Kuppe einer jener buckelförmigen Vorwölbungen, nicht ge-

rade der grössten, aus. Diese Vorwölbung, auf der der primäre männliche Porus liegt, kann nicht wohl als Penis bezeichnet werden, dafür ist sie zu undeutlich ausgeprägt und zu niedrig.

Samentaschen (Taf. II Fig. 3): Ampulle oval, dünnwandig, Ausführgang ziemlich scharf von der Ampulle abgesetzt, gerade gestreckt, walzenförmig, etwa $\frac{2}{3}$ so lang und gut $\frac{1}{3}$ so dick wie die Ampulle, dickwandig. Ein blindschlauchförmiges Divertikel mündet in diesen Ausführgang beträchtlich ental von seiner Mitte ein. Das Divertikel ist, ausgestreckt, ein wenig länger als die Ampulle, im allgemeinen etwas dünner als der Ausführgang und gegen das entale Blindende noch etwas dünner werdend, unregelmässig verbogen. Es ist mässig dickwandig und hat keinen deutlich ausgesprochenen Stielteil. Das überall gleich weite Lumen des ganzen Divertikels dient als Samenraum und mündet ohne deutliche Verengung in das Lumen des Ampullen-Ausführganges ein. Das Divertikel enthält einen langen, fast sein ganzes Lumen ausfüllenden unregelmässig strickförmigen Spermienkörper, und ein ähnlicher, der wie ein Ausguss des Divertikellumens aussieht, findet sich

in der Ampulle, hier eingebettet in granulierte Massen von Drüsensekreten. Wir haben es hier offenbar mit einer in Bildung begriffenen Thekozyste im Divertikel und einer fertigen in der Ampulle zu tun.

***Pheretima* (Ph.) *halmaherae* (Mich.).**

FUNDANGABE: Molukken, Morotai, Goegoeti; H. J. LAM, Juni 1926.

Die meisten geschlechtsreifen Stücke entsprechen der Originalbeschreibung dieser Art. Ein im übrigen normal gebautes Stück weicht dagegen von diesen typischen Formen dadurch ab, dass ihm die Samentaschen des zweiten Paares ganz fehlen. Es besitzt nur 1 Paar Samentaschen, die auf Intersegmentalfurche $7/8$ ausmünden. Ein anderes Stück bildet insofern einen Übergang zu dieser abweichenden Form, insofern bei ihm die linke Samentasche des hinteren Paares eines Divertikels entbehrt und lediglich aus einer grossen, fast kugeligen Ampulle mit kurzem, engem, undeutlichem Ausführgang besteht.

***Pheretima* (Ph.) *posthuma* (L. Vaill.)**

FUNDANGABE: Flores, bei Larantoeka an der Ostküste; v. D. LANCKE, 20. NOV. 1908.

ERÖRTERUNG: In der Gestaltung des Ausmündungsteiles der männlichen Ausführorgane herrscht eine gewisse Unklarheit. BEDDARD (1900, S. 641) stellt diese Art in die Gruppe 4 von *Pheretima* (*Amyntas*) ohne Kopulationstaschen („no terminal bulbus“), während GATES (1926, S. 465) die männlichen Poren „on the centre of a round glistening papilla on the wall of the copulatory chamber“ fand. Auch die Schilderung BAHL's (1926, S. 7 u. 58) wenngleich in den Einzelheiten zutreffend, gibt kein ganz klares Bild von diesen Verhältnissen. Er beschreibt bei den äusseren Charakteren (l. c., S. 7) „the apertures of the male genital ducts which are commonly spoken of as the male pores“ (also das, was ich als „sekundäre männliche Poren“ bezeichnete) als ein Paar Öffnungen von halbmondförmigem, nach aussen konkavem Umriss auf erhabenen Papillen, und bei der inneren Organisation (l. c., S. 58) sagt er, dass die beiden Samenleiter und der Ausführgang der Prostata-drüse in dem muskulösen Prostaten-Ausführgang bis ans äussere Ende desselben getrennt verlaufen und durch 3 getrennte Öffnungen auf der Körperwand am 18. Segment ausmünden. Um

endgültige Klarheit über diese Verhältnisse zu schaffen zerlegt ich die Leibeswand mit den männlichen Porophoren des vorliegenden Stückes sowie dreier Stücke von anderen Fundorten in Querschnittserien. Es ergab sich bei allen 4 Stückten das gleiche Bild: Der muskulöse Prostaten-Ausführgang, in dem je 2 enge Samenleiter und ein Prostatenkanal mit etwas weiterem Lumen bis ans äussere Ende getrennt verlaufen, tritt unmittelbar in die kompakte Leibeswand ein und mündet in 3 getrennten Öffnungen auf der Kuppe einer ziemlich niedrigen, gerundeten kegelförmigen Papille, die als Penis bezeichnet werden kann. Dieser Penis ist umhüllt von einer Präputium-artigen Hautfalte, die medial sehr schmal, lateral aber sehr breit ist und hier die Kuppe des Penis mit den primären männlichen Poren samt dem Porus des Prostatakanals überdeckt. Die grosse Öffnung dieser Penisscheide, der sekundäre männliche Porus an dem medialen Abhang des männlichen Porophors gelegen, entspricht der Schilderung *BAHL's*. Das Lumen der Penisscheide wird so gut wie ganz vom Penis ausgefüllt und kann nur als Penistasche, nicht als Kopulationstasche bezeichnet werden, verstehen wir unter Kopulationstaschen doch nur solche umfangreichere Hohlräume, die als linsenförmige oder halbkugelige Blasen mehr oder weniger weit in die Leibeshöhle hineinragen. Die vorstehende Schilderung bezieht sich lediglich auf das im Ruhezustand befindliche Organ. Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Penisscheiden sich bei der Begattung unter Hervordrängung des Penis ausglätten, so dass die primären männlichen Poren frei hervortreten.

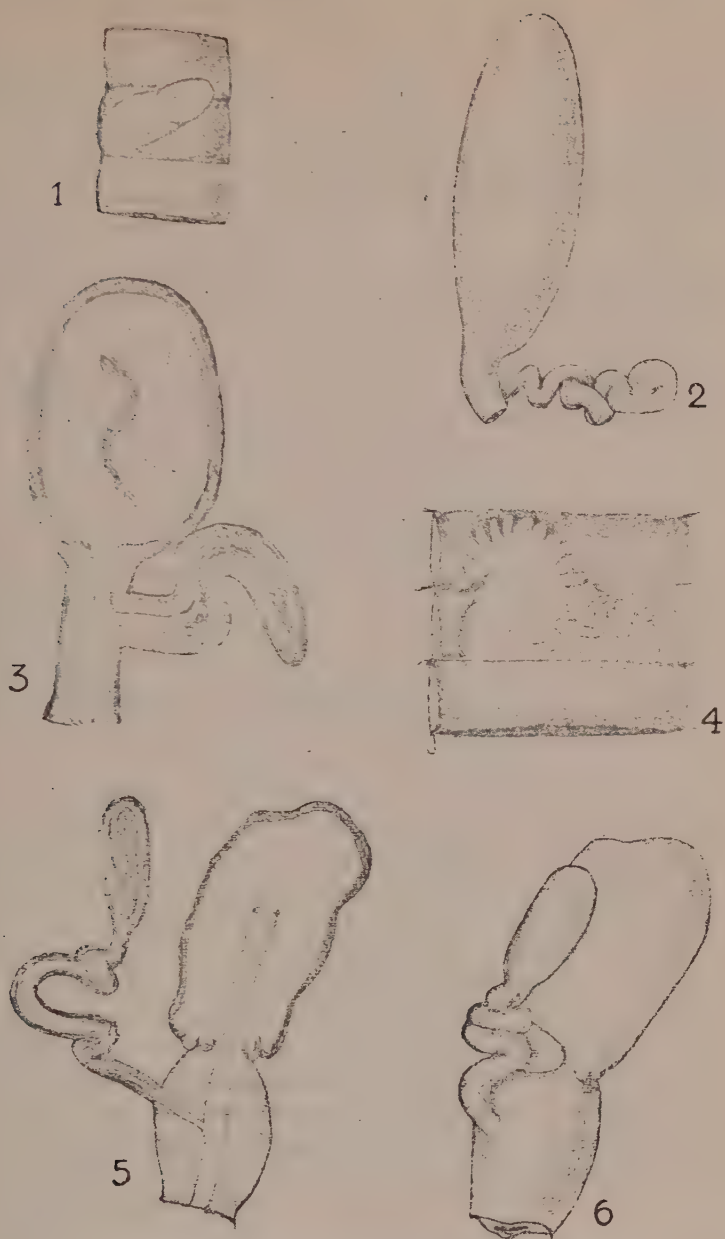
***Pheretima (Ph.) ambonensis* Cogn.**

Ph. a. Cognetti, 1913, S. 4, Textfig. 9, 10.

FUNDANGABE: Molukken-Insel Boeroe, Station 7 u. 9 u. 1.
L. J. TOXOPEUS, 1921.

ERÖRTERUNG: Diese an 3 verschiedenen Orten auf der Insel Boeroe gefundene Art, deren Original von der benachbarten Insel Ambon stammt, scheint die vorherrschende Form dieser Inselgruppe zu sein. Die vorliegenden Stücke stimmen im wesentlichen mit der Originalbeschreibung überein, so vor allem in den besonderen Verhältnissen der verdickten Dissepimente des Vorderkörpers. Zu erwähnen ist noch Folgendes:

Der Samenraum des Samentaschen-Divertikels ist bei



- Fig. 1. *Pheretima* (*Metapheretima*) *noebiana*; Darmblindsäcke, $\times 15$.
 Fig. 2. *Pheretima* (*Metapheretima*) *noebiana*, Samentasche, $\times 20$.
 Fig. 3. *Pheretima* (*Ph.*) *floresiana*, Samentasche, \times ca 20.
 Fig. 4. *Pheretima* (*Ph.*) *doroo*, Darmblindsäcke, $\times 16$.
 Fig. 5. *Pheretima* (*Ph.*) *doroo*, Längsschnitte der Samentasche, $\times 20$.
 Fig. 6. *Pheretima* (*Ph.*) *doroo*, Samentasche, $\times 20$.

meinen Stücken nicht eiförmig, wie bei dem Original, sondern etwas länglicher, gerundet-walzenförmig.

An den viellappigen, leicht zerfallenden Samensäcken zeichnet sich je ein vom dorsalen Rand ausgehender Lappen durch grössere Länge und walzenförmige Gestalt aus und ist als Samensack-Anhang zu bezeichnen.

Die Grösse des Drüsenteils der Prostaten ist sehr verschieden. Bei einem meiner Stücke nimmt er wie beim Original 3 Segmente vom 17.–19. ein, bei einem anderen ragt er weit in das 16. und vielleicht auch etwas in das 20. Segment hinein. Das ektale Ende des muskulösen Prostata-Ausführganges legt sich eng an die glatte Wandung der kreisrunden, fast halbkugelig in die Leibeshöhle hineinragenden Kopulationstasche an und tritt an deren Kuppe in ihre Wandung ein. Der Ausführgang der Prostaten setzt sich dann im Innern der Kopulationstasche in den Achsenkanal eines ziemlich langen, kegelförmigen Penis fort, dessen breite Basis an der Innenwand der Kopulationstasche sitzt, während seine Spitze mit dem primären männlichen Porus bis dicht an die Ausmündung der Kopulationstasche, den sekundären männlichen Porus, heranragt: das Lumen der Kopulationstasche ist nicht nur durch den schlanken Penis, sondern auch noch durch plumpe Vorsprünge der seitlichen Wandung eingeengt. Die Samenleiter treten eng aneinander geschmiegt, aber unverschmolzen, in den entalen Teil des Prostaten-Ausführganges ein und bleiben auch, dicht neben dem Prostatenkanal verlaufend, innerhalb desselben gesondert. Erst innerhalb der Wandung der Kopulationstasche treten sie dicht hinter einander, aber gesondert in den Prostatenkanal ein. Nur der Achsenkanal des Penis ist einheitlich und zeigt keine Sonderung von Prostatakanal und Samenleitern.

Ph. ambonensis steht der *Ph. sangirensis* (Mich.) nahe. Sie unterscheidet sich von dieser fast nur durch die Unpaarigkeit der nun ventralmedian ausmündenden Samentasche, die in dem Besitz von 2 Divertikeln offensichtlich andeutet, dass sie aus der Verschmelzung der Haupttaschen zweier Samentaschen hervorgegangen sei, einer Verschmelzung, an der die Divertikel nicht teilgenommen haben.

***Pheretima (Ph.) sangirensis* Mich.**

FUNDANGABE: Lobo, Karakelang, H. J. LAM. Juni 1926.

Pheretima (Ph.) indica (Horst).

FUNDANGABE: Batang Kwis, B. SIMON.

Pheretima (Metapheretima) noebiana nov. spec.

(Fig. 5 und 6, Taf. II Fig. 1 und 2).

FUNDANGABE: Ost-Flores, Nordküste, Gipfel des Berges Noebi, 740 m hoch; v. D. LANCKE, 29. April 1908 (1 mässig wohl erhaltenes Stück).

BESCHREIBUNG: Grössenverhältnisse: Länge 140 mm, Dicke 5–6 mm, Segmentzahl 94.

Färbung ein wenig massgebliches bräunliches Grau, dorsal etwas dunkler (Färbung mutmasslich durch gefärbte Konservierungsflüssigkeit beeinflusst).

Segmente undeutlich dreiringlig, mit etwas wallförmig erhaltenen Mittelzonen.

Borsten mässig zart. Borstenketten ventralmedian geschlossen, dorsalmedian undeutlich unterbrochen. Borstenzahlen schwer festzustellen: ca. 56/IX, ca. 70/XVI.

Erster Rückenporus auf Intersegmentalfurche 12/13. ; Gürtel ringförmig, am 14. – 16. Segment (= 2½). Die Borstenzone des 16. Segments ist normal ausgebildet und unmittelbar am Hinterrande des Gürtels sichtbar.

Männliche Poren ventrallateral in der Borstenzone des 18. Segments, auf grossen, querovalen, kuppelförmigen Porophoren, ungefähr 1/3 des Körperumfanges voneinander entfernt.

Weibliche Poren unscheinbar (nicht erkannt).

Samentaschenporen 5 Paar, durch winzige augenförmige Papillen markiert, auf Intersegmentalfurche 4 5–8 9 ungefähr in den seitlichen Mittellinien, die eines Paares über die Bauchseite etwa 1/2 des Körperumfanges, wenn nicht ein Geringes mehr, von einander entfernt.

Akzessorische Pubertätsorgane (Fig. 5) am männlichen Geschlechtsfeld sowie in der Samentaschenregion ausgebildet: 1 Paar grosse, quer-ovale, kuppelförmige Papillen, die den männlichen Porophoren ähneln, aber kleiner sind, in der Borstenzone des 17. Segments, gerade vor den männlichen Porophoren, 2 Paar kleinere, kreisrunde, bräunliche Papillen hinten am 17. und 18. Segment ungefähr zwischen den Linien der männlichen Poren und der ventralen Medianlinie. Die spermathecalen Pubertätsorgane sind anders gestaltet als die des männlichen Geschlechtsfeldes. Es sind zwar ebenfalls kleine kreis-

runde Papillen, vielleicht etwas weniger erhaben als die des 17. und 18. Segments, und dazu schwerer erkennbar, da sie sich in ihrer Färbung nicht von der Umgebung abheben. Sie sind auch nicht einparig, sondern bilden Querreihen-Gruppen von 1 bis 4 in jeder Gruppe. Sie sind teils postsetal, teils antesetal. Das vorliegende Stück zeigt sie in folgender Anordnung: am 7. Segment antesetal 1 bzw. 2 ventrallateral, postsetal 3 bzw. 4, die Reihen ventralmedian aneinander stossend; am 8. Segment antesetal 4 bzw. 3, die lateralen dicht an den Linien der Samentaschenporen; postsetal 3 bzw. 4, wie die antesetalen gestellt; am 9. Segment antesetal 3 bzw. 4, wie die vorigen, postsetal 3 bzw. 1, die medialen dicht an der ventralen Medianlinie; am 10. Segment antesetal 3 bzw. 3, die lateralen nahe der Linie der Samentaschenporen, keine postsetalen; am 11. Segment nur je 1 antesetale ventrallateral.



Fig. 5. *Pheretima* (*Metapheretima*) *noebiana*, Vorderkörper von der Bauchseite; schematisch.

Dissepimente auch in der Magen-Hoden-Region sämtlich vollständig ausgebildet, sämtlich zart, nur 8/9 etwas verdickt, wenn auch noch als zart zu bezeichnen.

Darm: Ein ziemlich grosser Muskelmagen im 8. Segment. Die Darmblindsäcke (Taf. II Fig. 1) haben eine ganz eigentümliche Gestalt. Sie sind sehr klein, fast ganz auf das 27(?) Segment beschränkt, machen aber trotzdem nicht den Eindruck rudimentärer Bildung. Die seitliche Darmwandung im 27. (?) zeigt an jeder Seite eine breite und schwach erhabene Aufblähung, die nicht gerade quer, sondern etwas schräg verläuft, in den unteren Teilen etwas vorgeschoben und etwas in das vorhergehende Segment hineinragend, aber dessen Mitte nicht erreichend. Am unteren bzw. vorderen Teil ist ein breites Oval durch eine schwache, aber deutliche oben-hinten offene Furche umschrieben. Der Innenraum dieses Ovals ist kaum merklich erhaben. Offenbar haben wir in diesem flachen Oval das Homologon eines eigentlichen Blindsackes vor uns, während die breite, schräge Aufblähung, von der dieses Oval nur undeutlich abgesetzt ist, als breite Basalpartie des Blindsackes angesehen werden muss.

Vordere männliche Geschlechtsorgane (Fig. 6) me-

tandrisch. 1 Paar ziemlich grosse, länglich ovale, im mittleren und hinteren Teil miteinander verschmolzene Testikelblasen deren gerundete Vorderteile gesondert von einander nach vorn

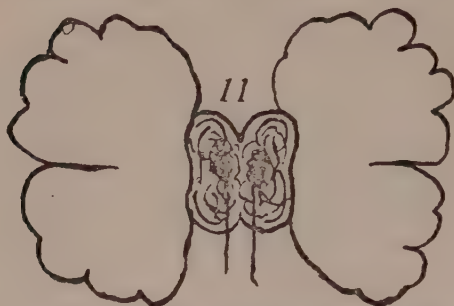


Fig. 6. *Pheretima* (*Metapheretima*) *noebiana*, vordere männliche Geschlechtsorgane, flach ausgebreitet und von oben gesehen; schematisch.

ragen, im 11. Segment. Sie kommunizieren seitlich mit je einem grossen, platten Samensack, der nicht nur im 12. Segment, sondern auch im 11. Segment seitlich am Darm in der Höhe ragt, und dessen dorsaler Teil in der Mitte tief eingeschnitten ist, vermutlich durch die zarte und nicht deutlich erkannte Dissepimente 11/12. Der vordere, an-

scheinend im 11. Segment gelegene Teil der Samensäcke ragt nach vorn hin weit über die Testikelblasen hinaus, ebenso wie der hintere Teil nach hinten über den Hinterrand der Testikelblasen. Der dorsale Rand der Samensäcke zeigt mehr rundliche Aussackungen, von denen vielleicht einer als Samensack-Anhang anzusehen, aber nicht deutlich gesondert ist.

Hintere männliche Geschlechtsorgane: Prostata mit fast kreisscheibenförmigem, 3 Segmente einnehmendem dicht- und grossbeerigtraubigem Drüsenteil und mässig langem, dünnem Ausführgang, der unmittelbar in die Leibeshöhle eintritt. An Querschnitten erkennt man, dass dieser Prostata-Ausführgang die Leibeshöhle, innerhalb derselben er an der Leibeshöhle abnimmt, in einfacher Weise durchsetzt und an deren Aussenhöhle durch den ganz einfachen, nadelstichigen männlichen Porus ausmündet. Es sind weder Kopulationstaschen noch Penistaschen mit Penissen vorhanden.

Samentaschen (Taf. II Fig. 2) in der Reihe von vorn nach hinten ziemlich regelmässig an Grösse zunehmend. Während die Haupttasche der vordersten nur 1,6 mm lang ist, erreicht die Länge der hintersten Samentaschen 2,6 mm. Ampullen länglich oval bis ental-gerundet-spindelförmig oder längsackförmig, ektral ohne scharfen Absatz in einen kurzen, dünnen Ausführgang übergehend. In den letzteren, dicht an sei-

Eintritt in die Leibeswand, mündet ein blindschlauchförmiges Divertikel, dessen entales Ende ohne scharf abgesetzt zu sein etwas aufgebläht ist, während sein ektales Ende zu einem dünneren Divertikelstiel verengt ist. Im allgemeinen beschreibt das Divertikel etwa 4 oder 5 enge, mässig weit ausholende Schlingen, die aber nicht immer ganz regelmässig sind insofern einzelne quer zur Ebene der übrigen stehen. Das unverzernte, nicht auseinander gezogene Divertikel ist nicht ganz halb so lang wie die Ampulle. Von dieser allgemein üblichen Gestaltung weichen die Divertikel der kleinsten, vordersten Samentaschen ab. Sie sind entsprechend kleiner und einfacher bis eng-gestielt birnförmig.

Familie GLOSSOSCOLECIDAE.

Pontoscolex corethrurus (Fr. Müll.).

FUNDANGABEN: Salibaboe-Inseln, Salibaboe, Liroeng, H. J. LAM, Juni 1926.

Insel Saonek, L. F. DE BEAUFORT, 17. Jan. 1910.

Sumatra, Deli, DE BUSSY.

THE ORBITOTEMPORAL REGION OF THE SKULL OF THE MAMMALIA

BY

JOHANNA MULLER.

PART I.

ON THE NATURE OF THE ORBITAL ELEMENTS.

The component bones of the orbitotemporal region of the adult skull of the Mammalia exhibit distinct differences in shape, size and position, in mutual contact, and in number and position of the foramina. The characters of this part of the skull, which is so variable in its composition, might be grouped as follows:

A. Ancestral characters, dating from the ancestors of the Mammalia.

B. Primitive characters, dating from the origin of the Mammalia.

C. Characters, which arose after the origin of the Mammalia during their further evolution.

A. Ancestral Characters.

The first point to be considered in order to arrive at a classification of the characters, is the ancestry of the Mammalia. Most investigators hold that fossil Reptilia may be looked upon as the ancestors of the Mammalia. According to GADOW (1902) it is the Theriodontia, an opinion also held by GREGORY (1913); according to FUCHS (1912) it is the Cynodontia, an opinion still held by GREGORY in 1910; according to BROOM (1915) it is the Anomodontia and according to SALOMON (1930) it is the Bauromorphae. WORTMAN (1921) concludes that the mammalian skull must be a descendant of two or more types of reptilian skulls and BÜTSCHLI (1910) cannot see any affinity between the mammalian skull and the skulls of any of the known Reptiles.

The above data are of little value in finding the ancestral

characters. First because the groups mentioned differ in the characters of the component parts of the orbit and secondly because the question arises as to what characters of the reptilian skull might have been preserved in the mammalian skull. Considering the diversity of opinions as to the ancestral group we prefer to establish a broad basis of comparison, at any rate provisionally, and take the conditions in different reptilian groups as a basis. The but too common error is then avoided of drawing conclusions based on the skulls of one species or of one special order, of which it is doubtful or perhaps even impossible that they are ancestral to the Mammalia.

The skulls investigated and the figures also exhibit many individual variations, both in the Reptilia and in the Mammalia, which must also be taken in consideration in indicating the ancestral characters.

Nor does the presence of one or more ancestral characters in one of the parts of the orbitotemporal region imply anything with respect to the other parts of the skull. Consequently the various data must be considered in their mutual relation.

The ancestral characters may occur in the Mammalia, either in the adult skull, or only in the embryo. An example of the latter is the interorbital septum which occurs in the embryo of some Mammalia, but is lacking in the adult skull; another example is a lacrymal which is divided in the embryo and afterwards fuses into one bone.

B. Primitive Characters.

In indicating the primitive characters we can follow the same method as we used for the ancestral and start from what has already been written on this subject. In many data of investigators, especially those concerning the embryonic development of the skull, various characters are termed primitive. These data are of great importance because the primitive shape, size and position of the bones of the adult skull are primarily due to the primitive "Anlage". Of the adult skull but few primitive characters are mentioned; besides they usually refer to the skull of one species, or the primitive characters have not been sufficiently discriminated from the ancestral. Accordingly previous investigations are of little value to us here in indicating the primitive characters.

The next point to be considered is what characters may have arisen in the transformation of the reptilian skull into the mammalian skull. A general character of the mammalian skull is the secondary platy-basality, which is supposed to have originated from the tropic basality of the skull of the Reptilia. In this transformation the interorbital septum has disappeared in the Mammalia whereas in the Reptilia it is a general character. Correlated with the transformation of the tropic basality into the secondary platy-basality is the extension of the cerebral cavity in the rostral direction towards the organ of smell and of this organ in the caudal direction, owing to which the rostral and the caudal wall of the orbit are modified and a new medial wall has been built (see fig. C).

Here too caution is required in drawing inferences from skulls investigated with respect to primitive characters. Within one and the same order the structure of the orbitotemporal region is variable; from the fact that certain characters occur in one species of an order we cannot infer anything with respect to the order generally. Nor can a part of the skull be called primitive because this applies to other elements of the skull. Accordingly in indicating primitive characters we can only state main facts. Another cause of this, besides those stated above, is the insufficient knowledge of the foetal and the neonate processes of development. Only if these were known of various skulls could the primitive shape, size and position of the bones, their material, contact and foramina be stated more accurately.

As to the systematic value of the primitive characters they can be typical of the orbitotemporal region of the mammalian skull generally, an example of which is the alisphenoid in the Mammalia; or they can typify one special order, as for instance a bony bar between the orbit and the temporal region of the skull. Finally the primitive characters usually occur in some species of a special order only and then seem to indicate that originally they were present in this order generally, but disappeared secondarily in the other species.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia, during their further evolution.

These characters are either new or due to a modification of the ancestral or the primitive characters after the origin of the Mammalia. These modifications may result in:

1. loss or apparent loss of ancestral characters.
2. loss or apparent loss of primitive characters.
3. modification of ancestral characters.
4. modification of primitive characters.
5. reappearance of ancestral characters no longer apparent in the orbit.
6. reappearance of primitive characters no longer apparent in the orbit.
7. appearance of new characters and modifications of these characters after the origin of the Mammalia.

The causes of the modifications mentioned under 1 up to 7 may be of various nature. A primitive character of the Mammalia is the extension of the organ of smell in the caudal direction. This extension is now further modified: the organ of smell increases in length and modifies the maxilla or it becomes taller and wider and causes a change in the oral wall of the orbit.

Another primitive character of the Mammalia is the enlargement of the cerebral cavity in the dorsal part of the skull in the rostral direction. In the further evolution of the Mammalia the shape and size of the cerebral cavity is still more modified: it may become deeper and consequently cause a change in the frontal or in the alisphenoid.

Another considerable modification of the structure of the orbit may be caused by the masticatory function. This function may cause the maxilla to extend in the caudal direction and thus exclude the palatine or the jugal from the orbit. A strong masticatory function may also cause the maxilla to grow upwards and consequently modify the lacrymal. An example of the food influencing the shape, size and position of the bones of the skull is afforded by the Suidae, the shape, size and position of whose lacrymal depend on the nature of their food.

Another factor is the height on which the food is found and the way in which it is seized. This may cause a distinct elongation of the muzzle. An instance of this is *Elephas*. According to BOAS and PAULLI (1925) the skulls of these adult animals increase in height, the extension in the oral-caudal direction being only slight. In their data this mode of growing is ascribed chiefly to the shape of the muzzle. The skulls investigated also clearly show an abbreviation of the middle part of the skull as the elephants advance in age. In this part of the skull a convolution has developed over the optic and the sphenorbital foramen.

This convolution is much more marked in the older skulls, where it covers the two foramina entirely.

The size of the eyes may influence the depth of the orbit in the transverse direction. This accounts for the fact that the wall between the two orbits is perforated in some skulls, as for instance in *Saimiris sciureus* L.

Environment and the mode of life of an animal may also bring about modifications in the structure of the orbit. They may cause a lateral or more or less facial position of the eyes and this influence is extended to the structure of the orbit. Thus the flattened skull of some Carnivora pinnipedia may be due to the adaptation to aquatic life, likewise the tremendous development of the bones of the skull of some Cetacea is connected with the reduction of the eyes and the modification in the development of the eye-sight.

Environment may also be the cause of individual changes. The skulls of animals living in captivity sometimes show aberrations in their development.

Besides the causes that have been mentioned here there are many more which may influence the skull. It would require a knowledge of the mode of life, of the environment and of the food etc. of the various species of animals the skulls of which have been compared, to account for all the influences that have been at work on them. This is practically impossible. Besides few works indicate how the structure of the orbitotemporal region may be influenced by various physiological factors. So it is impossible to establish a basis for the causes of the characters which arose during the development of the Mammalia. This is partly due to the nature of the characters themselves. The majority cannot be classified either as primitive or as ancestral, so that in comparing the different skulls we must not lose sight of this fact. Of these characters we shall assume that they arose after the origin of the Mammalia.

LACRYMAL.

To classify the characters of the lacrymal the first thing required is a clear conception of the homology of this bone. On this opinions vary.

According to GREGORY (1920. the lacrymal of the Reptilia is homologous with that of the Mammalia, which opinion is based

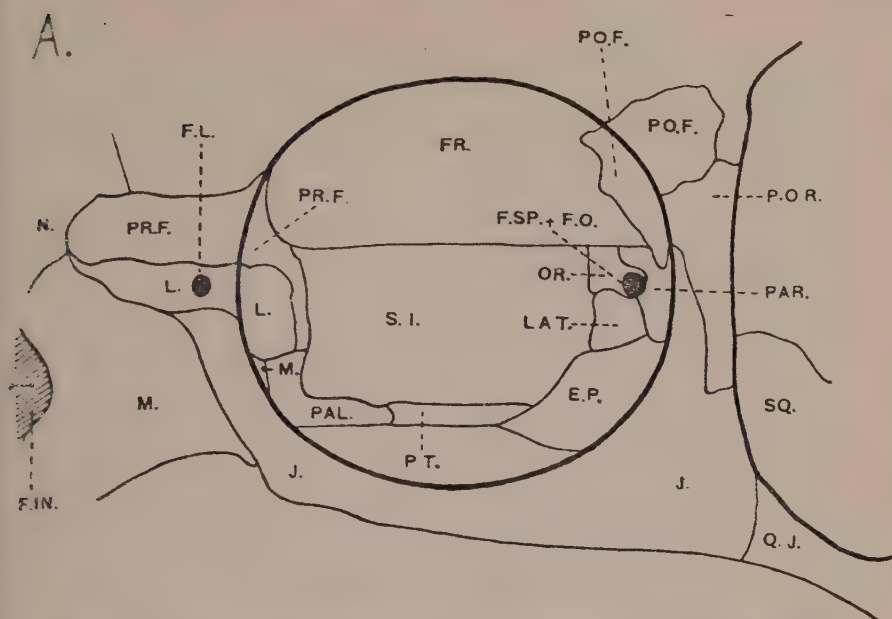


Fig. A. Lateral view of an ideal left orbit of an ancestor of the Mammalia ¹⁾.

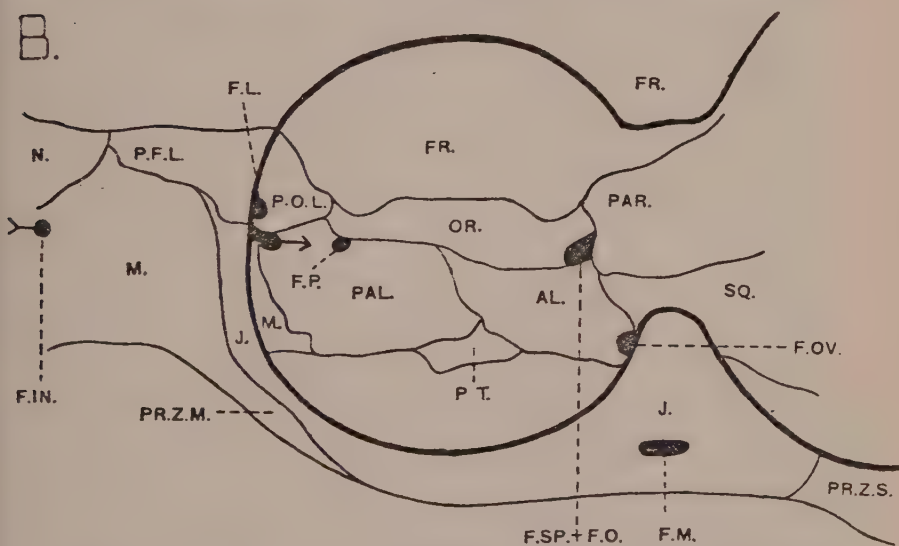


Fig. B. Lateral view of an ideal left orbit of a primitive Mammal ¹⁾.

¹⁾ For explanation of lettering see p. 255.

on the correspondence in shape, size and position of the lacrymal of the Cynognathomorphae, a family of the Theriodontia, with the lacrymal of the Mammalia. SALOMON (1930) has compared more skulls of the Theriodontia and concludes that the mammalian lacrymal is homologous with the praefrontal of the Reptilia. This opinion is shared by GAUPP (1910a), BÜTSCHLI (1910), FUCHS (1911) and VERSLUYS (1924). It is now the question which of these two opinions is the right one. Another question may be raised, viz., what has become of the other bone if either is homologous with the lacrymal of the Mammalia. About this SALOMON remarks that already in the skulls of the fossil Reptilia the lacrymal shows a tendency to dwindle and that in the Mammalia it has entirely disappeared. According to WORTMAN (1921) skulls have been found, among others in *Rhynchocyon* and *Tupaia* and also in *Dasybus*, where the "Anlage" of the lacrymal is composed of two bones. A similar lacrymal was found by VITOLS (1930) among others in a skull of *Homo*. One of the two parts he calls "Nebentränenbein", but also "pars lacrymalis processus ossis maxillaris", which shows that he does not consider it a separate bone.

In my investigations I found a lacrymal composed of two parts in the skull of a young *Elephas* and in the skull of *Lagenorhynchus*, but here again it is difficult to decide whether the character is ancestral or due to secondary causes.

From the above it follows that in classifying the characters we must take account of these three opinions.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

Ancestral Characters.

WILLISTON (1925) describes the reptilian lacrymal as „primitively large”; he includes the Reptilia which are ancestral to the Mammalia. His figures show that a distinct extension is meant, especially of the pars facialis of the lacrymal. Regarding the praefrontal WILLISTON states that with the Reptilia its primitive position is in the oral upper corner of the orbit but he gives no further indication of its shape. He also includes those Reptilia that are ancestral to the Mammalia. His figures show a large extension of the pars facialis of the praefrontal in the skulls of the Therapsidae. According to SALOMON (1930) those Reptilia which come nearest to the Mammalia, viz., the Therocephalia,

Bauriasauria and the Gorgonopsidae have a praefrontal with a markedly large facial extension, larger than that of the lacrymal; from the figures and descriptions it appears that the pars facialis of the lacrymal of these Reptilia is fairly small. According to SALOMON, the facial extension of the lacrymal of the Cynodontia, however, is fairly large, larger than that of the praefrontal.

From the above data we may conclude the following ancestral character for the mammalian lacrymal: a large extension of the pars facialis of the lacrymal. Here we have assumed that the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian praefrontal and that the Cynodontia are not among the ancestors of the Mammalia. If the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia this character also holds good, if the Cynodontia are ancestral to the Mammalia. WILLISTON's figures on the whole also show a large facial extension of the lacrymal of the fossil Reptilia. If, however, we assume that the Therocephalia, the Bauriasauria and the Gorgonopsidae are the ancestors of the Mammalia, it appears from SALOMON's data that the facial extension of the lacrymal is not strikingly large; and so on the assumption that the mammalian lacrymal is homologous with the lacrymal of these forms, a slight extension of the pars facialis is an ancestral character.

If the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal and the praefrontal of the Reptilia, then the facial extension may be divided.

The ancestral character of the extension of the pars orbitalis of the lacrymal is dubious.

Any statement regarding the orbital extension of the praefrontal or the lacrymal of the ancestors of the Mammalia I did not find. WILLISTON (1925) locates the praefrontal in the Reptilia in the frontal upper corner of the orbit, from which we might infer that the orbital extension is slight. If we assume that the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian praefrontal a slight orbital extension might be an ancestral character of the mammalian lacrymal. SALOMON (1930) records a slight orbital extension of the lacrymal in the Therocephalia, Bauriasauria and in the Gorgonopsidae but the exact nature of the extension of the orbital part of the lacrymal of these fossil Reptilia does not appear from his writings. From what is stated about the palatine of the Reptilia by WILLISTON (1925), it appears that the lacrymal is connected with the palatine by an apophysis in the

orbit, from which we might conclude that the orbital extension of the lacrymal of the Reptilia is large.

A large orbital extension is then also an ancestral character of the mammalian lacrymal, provided it is homologous with the reptilian lacrymal.

I did not find any positive statements regarding this question, which in my opinion can only be settled by a minute study of the skulls of the fossil Reptilia.

If the lacrymal of the Mammalia is composed of the lacrymal and of the praefrontal of the Reptilia, then the pars orbitalis of the lacrymal of the Mammalia may be divided.

It is also possible, that one of these two elements has already fallen out in the ancestors, either by fusing or by disappearance.

Primitive Characters.

Much of what has been written on the primitive characters is wanting in clearness. According to WEBER (1927) the facial extension of the lacrymal in the primitive Mammalia is slight compared to the orbital. According to GREGORY (1920) the extension of the pars facialis of the lacrymal is moderate. SALOMON (1930), however, calls a large facial extension of the mammalian lacrymal a primitive character and mentions the lacrymal of *Didelphys*, which, however, affords no evidence of the character being primitive; it might as well be ancestral. On the other hand GREGORY's and WEBER's statements can hardly be said to establish a basis either, for the lacrymal in the primitive Mammalia is not necessarily primitive itself. So none of these authors give clear indications of the primitive facial extension of the lacrymal.

The primitive facial extension of the lacrymal might also be inferred from two changes that are supposed to have taken place in this part of the skull of the Reptilia during their transformation into the Mammalia. In the place occupied by the praefrontal and the lacrymal in the skulls of the Reptilia there is only one bone in the Mammalia; so one of the two bones may have disappeared, so that the other could increase. The two bones may also have fused. In both cases we have the following primitive character of the lacrymal: a long and caudally high facial extension. As has already been mentioned under the ancestral characters, a long facial extension may be ancestral. The change that may have taken place in the transformation of the Reptilia into

the Mammalia is the caudal extension of the nasal region which causes one of the two bones to disappear and the whole surface to be reduced or which causes the surface of the two bones to be reduced. In this case a small facial extension would be a primitive character of the lacrymal. If owing to a caudal extension of the nasal capsule the two bones have fused the primitive character would be a long caudally high facial extension of the lacrymal.

As to the orbital extension the following opinion might be quoted. According to SALOMON (1930) the extension of the frontal has caused the prae-frontal of the mammalian skull to be pushed forwards and downwards, owing to which the orbital extension may have been reduced. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-frontal the primitive orbital extension would be small in the Mammalia. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal there has probably not been any shifting of the lacrymal, as the primitive frontal of the Mammalia has not so far extended in the basal direction; the primitive character would then be a large orbital extension. During the transformation of the reptilian skull into the mammalian one, the reptilian nasal capsule has extended in the caudal direction and the medial wall of the orbit may have encroached upon the pars orbitalis of the lacrymal; a result of which might be a small extension of the pars orbitalis of the lacrymal. SALOMON's figures (1930) show a large orbital extension of the lacrymal in some fossil Mammalia. From this we might conclude the following primitive character: a large extension of the orbital part of the lacrymal.

From the above it follows that the primitive characters of the lacrymal have not been clearly indicated yet.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia during their further evolution.

GREGORY (1920) states that the enlargement of the anterior part of the arcus zygomaticus or the extension in the backward and upward direction of the maxilla may cause reduction of the lacrymal. WEBER (1927) shows, that the pars orbitalis of the lacrymal may be reduced by a narrowing of the turbinals of the ethmoid. Many of the skulls I investigated testify to the truth of GREGORY's statement. But I found another cause of the reduction of the lacrymal in the extension of the frontal, which like the

maxilla may develop apophyses on either side of the lacrymal. Another curious modification of the lacrymal is found in some Rodentia. The infraorbital foramen is very large and is only separated from the orbit by a narrow bony bar. Part of this bone being the lacrymal the latter is also reduced. From the above we can conclude that a small lacrymal is a character which dates from after the origin of the Mammalia.

According to GREGORY (1920) the primitive types of the Mammalia always retain their lacrymal; in the higher developed forms it is often reduced or sometimes lacking. According to WEBER (1927) it is absent, it has not developed or it has fused with a contiguous bone. According to MEYER (1907) the lacrymal is absent in some Mammalia owing to the fusing with contiguous bones. The exact causes of the disappearance of the lacrymal in special cases have not been indicated yet.

As stated above, GREGORY (1920) mentions higher organized forms; however, higher organization of the skull does not always imply higher development of all the elements. Skulls of lower orders of the Mammalia with a modified maxilla, caused by the masticatory function or by the nature of the food, also possess a small lacrymal. This character belongs to this period. An example of this is found in some Insectivora. The causes mentioned by WEBER and by MEYER also date from after the origin of the Mammalia. The contiguous bone probably means the maxilla which has grown in the dorsal direction or the frontal. A non-developed lacrymal belongs to this period. So we may date: absence of the lacrymal is a character which has arisen after the origin of the Mammalia.

CONTACT.

Ancestral Characters.

According to GREGORY (1920) the lacrymal-nasal contact, if found in the skulls of the Mammalia, is either ancestral as it occurs in the Cynodontia or it must be looked upon as of secondary origin, this on the assumption that the lacrymal is homologous with that of the Reptilia. WILLISTON (1925) considers contact between lacrymal and nasal and between praefrontal and nasal a primitive contact. This author, however, excepts the large number of Therapsidae that have no lacrymal-nasal contact.

The figures by SALOMON (1930) show absence of the latter contact in the Bauriormorphae. Assuming that the lacrymal is homologous with the praefrontal of the Reptilia we may conclude from the above data that the nasal-lacrymal contact is an ancestral character. If on the other hand the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia this contact is probably not ancestral. For a positive statement on this subject a more minute study of the skulls of the fossil Reptilia would be required.

According to WILLISTON (1925) the primitive Reptilia, including the ancestors of the Mammalia, have the praefrontal-frontal contact, but no lacrymal-frontal contact. Assuming that the lacrymal is homologous with the praefrontal we may conclude from the above data that the frontal-lacrymal contact is an ancestral character; if on the other hand the lacrymal is homologous with the lacrymal of the Reptilia it is not an ancestral character. If the praefrontal has fused in the ancestors with the frontal and if the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia the frontal-lacrymal contact is likewise ancestral.

According to WILLISTON (1925) the primitive Reptilia have lacrymal-jugal contact, including the ancestors of the Mammalia. According to SALOMON (1930) this latter group has lacrymal-jugal contact. According to GREGORY (1920) this contact is found in the Cynodontia. The praefrontal-jugal contact is recorded to be absent in the Reptilia. From these data it follows that assuming the lacrymal in the Mammalia to be homologous with that of the Reptilia we find that the lacrymal-jugal contact is an ancestral character, but this is not the case when the lacrymal in the Mammalia is homologous with the praefrontal of the Reptilia.

According to WILLISTON (1925) the primitive Reptilia have the lacrymal-maxilla contact, including the non-primitive Reptilia. From these data it follows that the maxilla-lacrymal contact is ancestral if the lacrymal of the Mammalia is homologous with that of the Reptilia. If on the other hand the lacrymal in the Mammalia is homologous with the praefrontal in the Reptilia many difficulties arise as is shown by WILLISTON and SALOMON, and the question what group is ancestral to the Mammalia must first be settled. SALOMON (1930) records presence of praefrontal-maxilla contact in the Therocephalia, Gorgonopsidae

and Bauriasauria, absence in the Cynodontia. WILLISTON's figures of the skulls of the Therapsidae show a few specimens with praefrontal-maxilla contact, which does not tally with his opinion as stated elsewhere in his article. A minute study of this contact in skulls of the fossil Reptilia would be necessary to come to any positive statement. If we assume the Cynodontia to be ancestral to the Mammalia the praefrontal-maxilla contact is absent; consequently the lacrymal-maxilla contact in the Mammalia is not ancestral if the praefrontal in the Reptilia is homologous with the lacrymal in the Mammalia.

According to WILLISTON (1925) the primitive palatine of the Reptilia, including the ancestors of the Mammalia has contact with an apophysis of the praefrontal which points downwards. If the lacrymal in the Mammalia is homologous with the praefrontal in the Reptilia the lacrymal-palatine contact is ancestral. According to GREGORY (1920) the lacrymal-palatine contact which we find in several Mammalia, dates from the fishes. If, like GREGORY we assume the lacrymal in the Mammalia to be homologous with that of the Reptilia, we may conclude from the data given above, that the lacrymal-palatine contact is an ancestral character.

Neither the literature nor the material indicate an ancestral contact of the lacrymal with the orbitosphenoid or the alisphenoid. There might further be an ancestral contact with the interorbital septum.

Primitive Characters.

As we have noted under "ancestral characters" the lacrymal-nasal contact is probably not an ancestral character if the lacrymal in the Mammalia is homologous with that of the Reptilia. Now the question may be raised if in this case it is a primitive character of the Mammalia. This is very plausible, for in the transformation of the skull of the Mammalia into that of the Reptilia the nasal capsule has extended in the caudal direction which may have caused a nasal-lacrymal contact. GREGORY (1920) states that there is a lacrymal-nasal contact in the primitive Mammalia, but he calls this character secondary elsewhere in his article, and this is also possible. From the above it appears that the lacrymal-nasal contact is difficult to typify and it would require a study of every form of skull separately to decide if in a special skull the contact is ancestral, primitive or of later origin.

In discussing the ancestral characters we found that the frontal-lacrymal contact cannot be ancestral if we assume the lacrymal of the Mammalia to be homologous with that of the Reptilia and if the praefrontal of the Reptilia has not fused with the frontal of the Reptilia. If the praefrontal may be supposed to have disappeared or to have fused with the frontal by the origin of the Mammalia this contact is a new formation and may be called primitive in the Mammalia.

We noted that if the praefrontal of the Reptilia is homologous with the lacrymal of the Mammalia the lacrymal-jugal contact is not ancestral in the Mammalia. It might be of primitive origin if we might assume the lacrymal in the Reptilia to have disappeared and the jugal to have grown in the dorsal direction towards the praefrontal. If the lacrymal of the Reptilia has fused with the jugal this contact would also be a primitive character.

In discussing the ancestral characters we already noted that if we assume the lacrymal in the Mammalia to be homologous with the praefrontal in the Reptilia the answer to the question whether the maxilla-lacrymal contact must be looked upon as ancestral or primitive, depends on our views with respect to the ancestors of the Mammalia. If we assume the Cynodontia to be the ancestors of the Mammalia, the contact is primitive, the Cynodontia having no praefrontal-maxilla contact, according to WILLISTON and SALOMON. As will be noted under "contact of the maxilla", the question may be raised whether the lacrymal-maxilla contact basal to the lacrymal, which excludes the lacrymal-jugal contact, may be called primitive.

According to GREGORY (1920) the primitive Mammalia have the lacrymal-palatine contact, which we already noted to be of ancestral origin. From the fact that this character is present in the primitive Mammalia, it needs not follow that this contact is primitive itself, that is, having originated with the rise of the Mammalia. It may also be an ancestral character in the primitive Mammalia, as is suggested by another part of GREGORY's article where he mentions its presence already in the Stegocephalia. On the whole this author has not discriminated sufficiently between primitive and ancestral characters in discussing this contact.

As will be noted under "contact of the orbitosphenoid" the lacrymal-orbitosphenoid contact may also be primitive.

Characters arisen after the origin of the Mammalia,
during their further evolution.

The contacts between lacrymal and nasal, frontal, jugal, palatine and maxilla may be ancestral or primitive characters. If the contact with the nasal, jugal or palatine is broken owing to the extension of the maxilla in the dorsal direction, a character arises that does not occur until after the origin of the Mammalia. Characters of this nature respecting contact of the lacrymal, and owing their origin to the extension of the maxilla are:

1. The oral side of the lacrymal has contact with the maxilla.
2. The lacrymal-nasal contact has been broken, the oral side of the lacrymal having contact with the maxilla, and the maxilla with the frontal, oral of the lacrymal, either owing to the extension of the maxilla in the dorsal direction or owing to the frontal forming an apophysis in the ventral direction oral to the lacrymal or owing to the extension of the two bones.
3. The caudal side of the lacrymal has contact with the maxilla; the maxilla has no frontal contact, caudal to the lacrymal.
4. The caudal side of the lacrymal has contact with the maxilla; the maxilla has contact with the frontal caudal to the lacrymal, either by the extension of the maxilla in the dorsal direction or through the frontal forming an apophysis in the ventral direction, but now caudal to the lacrymal or by the extension of the two bones. Owing to this the lacrymal-palatine contact has been broken and if the lacrymal-orbitosphenoid contact is primitive this contact has been broken too.
5. Owing to the extension of the maxilla the jugal-lacrymal contact may be broken; the maxilla is then contiguous to the entire basal side of the lacrymal. Whether this character is also primitive is doubtful.

Another contact that arose after the origin of the Mammalia is the contact between the lacrymal and the os planum of the ethmoid. This contact, which occurs among others in the Primates, may be due to the orbit having shifted in the rostral direction.

As has been noted under "ancestral characters" the nasal-lacrymal contact may be an ancestral character, if we assume the lacrymal in the Mammalia to be homologous with the pre-frontal in the Reptilia. If on the other hand the lacrymal in the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia, this

contact is most probably a primitive character, as has been noted under "primitive characters". This contact, however, may also have arisen after the origin of the Mammalia. Owing to the abbreviation of the oral part of the skull, the contact between the lacrymal and the nasal, which had been broken before in the Mammalia, may have been restored. This contact then has the appearance of the ancestral or the primitive lacrymal-nasal contact and cannot be distinguished from it. Consequently with respect to the lacrymal-nasal contact we can decide whether it is ancestral, primitive or of later origin in a skull only after investigating its development. The same applies to the lacrymal-palatine contact. This too already occurs in the ancestors, but it may also be due to the lacrymal having extended into the orbit, and obtaining contact with the palatine, from which in more primitive Mammalia it had been separated.

As will be noted under "contact of the frontal" the lacrymal-frontal contact may also be a character, which arose after the origin of the Mammalia.

FORAMINA.

Ancestral Characters.

According to GAUPP (1910 *a*) the ductus nasolacrymalis of the Reptilia is originally an open groove, which is located on the lacrymal. Gradually this groove develops a bony covering growing from the bottom upwards. Hence it follows that if this bony covering is not fully developed the lacrymal foramen may have a facial position in the Reptilia. This condition described by GAUPP, occurs in the recent Reptilia. The fossil Reptilia, and also those that may be looked upon as the ancestors of the Mammalia, may also have a lacrymal foramen that has been formed in this way. The lacrymal foramen, which has facial position with some Mammalia, as in the Marsupialia, may then be ancestral.

This may also be the case if the lacrymal in the Mammalia is homologous with the praefrontal in the Reptilia. If there is shifting of the praefrontal in the ventral direction the ductus nasolacrymalis opens into this bone in the Mammalia according to SALOMON (1930).

Out of the incomplete ductus nasolacrymalis in the ancestors, two foramina lacrymalia, having a facial position may have developed, which is an ancestral character.

Primitive Characters.

In GREGORY (1920) we find the following statement about *Myrmecobius*: "The foramen lacrimale occupies its primitive position behind the antorbital rim," whence we conclude that its primitive position is in the orbit, apparently due to shifting of the lacrymal.

There are also cases where there are two foramina lacrymalia, one having facial, the other orbital, or both having facial position. This character may as well be ancestral as primitive.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

A lacrymal foramen may have facial position, but this need not be an indication of an ancestral character. The orbit may shift in the caudal direction, part of the orbital extension of the lacrymal becomes facial, giving a facial position to the lacrymal foramen, which before was lodged in the orbit.

Foramina which have arisen after the origin of the Mammalia may also be due to the perforation of the edge of the orbit. These perforations do not always open into the ductus lacrymalis. The ethmoid foramina in the lacrymal, a character found in the Selenodontia, may also have had their origin in this period. According to WEBER (1928) these openings are due to the incomplete development of the lacrymal.

PALATINE.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

Ancestral Characters.

According to WILLISTON (1925) the nasal cavity of the primitive Reptilia including the ancestors of the Mammalia, is bounded behind by the palatine, which lies contiguous to the praefrontal and the maxilla. According to FUCHS (1910) the extension in the caudal direction of the palatine is smaller in the Non-Mammalia than in the Mammalia.

In those skulls of the recent Reptilia which I examined, I found that the medial wall of the orbit is chiefly formed by the interorbital septum, the palatine lying only in the oral part of the medial wall and forming part of its basal portion. WILLISTON's data offered no clue as to the exact shape and position of the palatine in the fossil Reptilia. The question whether the palatine

in the skulls of these Reptilia also has its position in the medial wall of the orbit and forms its whole rostral wall basally, or that the maxilla has also extended in this part of the orbit, remains unsettled.

FUCHS's statements and the skulls of the recent Reptilia examined by me, seem to indicate that the palatine in the ancestors of the Mammalia is probably not located in the medial wall of the orbit but at most in the rostral part of the wall of the orbit, the extension in the medial wall of the orbit dates from a later period.

From FUCHS's (1910) statements it also appears that the extension of the ductus nasopharyngeus is greater in the Mammalia than in the Reptilia. Another fact mentioned by FUCHS and GAUPP (1910) is the altered position of the dorsal part of the palatine which previously slanting in the Reptilia, becomes perpendicular in the Mammalia, owing to the extension of the ductus nasopharyngeus. On this fact we might base a second ancestral character: the position of the palatine is not perpendicular but its dorsal rim slopes obliquely inward.

Statements clearly indicating the shape, size and position of the ancestral palatine I have not been able to find.

Primitive Characters.

The insufficiency of the data rendering it impossible to indicate the primitive characters, we can only infer the primitive condition of the palatine from the changes that must have taken place in the medial wall of the orbit with the origin of the Mammalia.

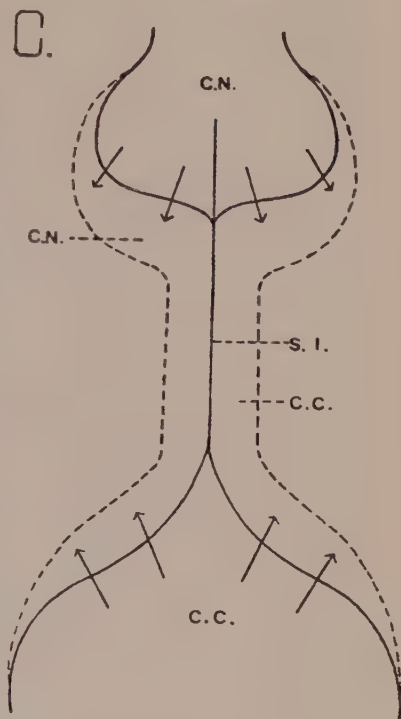


Fig. C. Horizontal section through the skull showing the transition of the medial wall of the orbit in the Reptilia to the condition in the Mammalia.

In the Reptilia this part of the skull is distinctly tropibasal, that is: there is a marked interorbital septum and the cerebral cavity has no distinct extension between the orbits. In the Mammalia this part of the skull is platybasal. The cerebral cavity and the nasal organ have extended and the interorbital septum has disappeared or at any rate diminished in size. The new medial wall of the orbit of the Mammalia is formed by various other bones of the skull; one of them is the palatine. Besides to the appearance of the new medial wall in the orbit, located at some distance lateral to the vanished septum, the position of the palatine in the medial wall of the orbit is due to the formation of the ductus nasopharyngeus, which compared to that in the Reptilia has become considerably wider and extends in the caudal direction in the Mammalia. From the above data the following primitive character might be deducted: the palatine has extended into the inner and into the rostral wall of the orbit, but not in the basal part of the latter, where the maxilla is lodged.

GAUPP (1910b) doubts if the caudal extension of the nasal capsule in the Mammalia causes a marked extension of the primitive palatine into the rostral wall of the orbit. In my opinion an extension into the rostral wall will be prevented by the maxilla, which, already oral and lateral of the palatine in an ancestral position, must now cover both the caudal and the lateral wall of the enlarged nasal capsule. From the shifting of the nasal capsule we might conclude the following primitive character: the maxilla is located in the oral basal part of the orbit whence the palatine has disappeared.

The extension of the ductus nasopharyngeus causing a perpendicular position of the dorsal rim of the palatine the following character is probably primitive: the dorsal rim of the palatine does not slant but stands vertically in the medial wall of the orbit.

Clear indications of the primitive shape of the palatine I could not find anywhere. The palatine might have a more or less rectangular shape, as orally it is not influenced by the maxilla nor caudally by the alisphenoid. Modifications in the shape of the palatine have caused both maxilla and palatine to develop distinct curves, which, however, are still more prominent as secondary characters.

Characters arisen after the Origin of the Mammalia.

The maxilla has been the cause of many changes. The extension of the maxilla in the dorsal or the caudal direction brings about modifications in the shape and position of the palatine. One of the results is the following character: the palatine has acquired an irregular outline orally. This form may be due to the maxilla having elongated in the caudal direction. Another secondary character is: the palatine has been ousted from the oral part of the orbit. The cause of this may be the extension of the maxilla in the caudal direction. The alisphenoid growing in the oral or the palatine in the caudal direction may result in: the palatine has acquired an irregular outline caudally and is located basal to the alisphenoid.

The caudal extension of the maxilla and the oral extension of the alisphenoid may be the cause of the following character: the palatine lies in the orbit and is apparently composed of two separate bones, which may even result in: the palatine has been reduced to a small bone located in the lower part of the orbit.

Enlargement of the palatine or the extension of the cerebral cavity in the ventral direction may be the cause of the following character: the palatine with the basis cranii bound the cerebral cavity.

Deepening of the orbit in the transverse direction may cause the palatine to take the shape of an interorbital septum.

Many more changes are due to the modification of the ductus nasopharyngeus, many of them, however, indicating only individual differences. Of these the following characters might be mentioned here: the palatine is bulb-shaped, the palatine is bent outwards, etc.

CONTACT.

Ancestral Characters.

As has already been noted under "contact of the lacrymal" the palatine-lacrymal contact may be ancestral.

According to WILLISTON (1925) the lateral rim of the primitive palatine in the Reptilia, including the ancestors of the Mammalia, has contact with the maxilla. Hence we conclude that the palatine-maxilla contact is an ancestral character.

One more remark might be added here regarding the position of the palatine. Its caudal side is contiguous with the pterygoid, but practically outside the orbit.

Primitive Characters.

Primitive characters cannot be indicated owing to the lack of data, they can only be inferred from the changes which are supposed to have taken place with the rise of the Mammalia, and from the facts that are apparent in the skulls I investigated.

We find the extension of the primitive palatine in the medial wall of the orbit. This has been the cause of the following primitive contact: the palatine-orbitosphenoid contact and the contact of the palatine and the oral rim of the alisphenoid. In all Mammalia the alisphenoid, which varies in shape and size, forms part of the lateral wall of the orbitotemporal region of the skull and the palatine-alisphenoid contact is a general character. There being no contact between the palatine and the epipterygoid in the Reptilia, which in the opinion of some authors is homologous with the alisphenoid, nor between the palatine and the basipterygoid process in the fossil Reptilia which according to other authors is homologous with the alisphenoid, this character must be of primitive origin. If the mammalian alisphenoid is either partially or entirely a newly developed bone the contact is bound to be primitive.

Now we must settle the question what elements the dorsal side of the expanding palatine has gained contact with. In describing the shape and size of the orbitosphenoid we have assumed that in its primitive condition in the Mammalia it extended to the lacrymal. Hence it would follow that the primitive palatine has contact with the orbitosphenoid along its dorsal rim. If this conjecture as to the shape and size of the orbitosphenoid is not correct, a primitive palatine would have contact with the frontal. Which of these two conjectures is the right one has not yet been settled.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

Like the characters respecting shape and size these forms of contact are due to the influence of the alisphenoid and of the maxilla or to changes in the orbitosphenoid. If the orbito-

phenoid in its primitive position extended to the lacrymal, the palatine-frontal contact must have had its origin in this period. This contact may be due to dwindling of the orbitosphenoid, attended by the extension either of the frontal in the basal direction or of the palatine dorsally or by the enlargement of both frontal and palatine.

Owing to the maxilla growing in the dorsal direction behind the lacrymal, or to the extension of the frontal in the ventral direction or by both, the lacrymal-palatine contact may be broken.

A primitive palatine has contact with the oral rim of the alisphenoid. By extension in the caudal direction of the palatine it may gain contact with the basal rim of the alisphenoid. This contact may also be due to the extension of the alisphenoid in the oral direction. This contact may become irregular by the influence of the palatine and the alisphenoid.

Owing to the influence of the alisphenoid and the maxilla the contact of the palatine may become so irregular that superficially it has the appearance of being composed of two bones. Their influence may even be so great that it causes rupture of the palatine-orbitosphenoid contact, the maxilla or the alisphenoid then gaining contact with the oral and the basal rim of the orbitosphenoid.

FORAMINA.

Ancestral Characters.

In none of the works on this subject that have been consulted by me did I find anything mentioned about the foramina in the palatine in the ancestors of the Mammalia. Nor do the figures afford any clue as to the presence of this character.

Primitive Characters.

A foramen palatinum occurs in all the Mammalia. This character may either be ancestral or primitive. A palatine which has extended in the medial wall of the orbit and which has thus gained a larger surface, seems better adapted for the perforation of nerves and bloodvessels than an ancestral palatine. This then may have been the cause of the origin of the foramen palatinum, which in this case must be a primitive foramen. The foramina which have not been percolated by bloodvessels, such as are found in the Marsupialia, may have arisen in the same way.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

When the palatine has more or less taken the shape of a septum a perforation sometimes occurs in it, due to the transverse deepening of the orbit. This character which is indicative of a modified palatine, can only date from after the origin of the Mammalia.

MAXILLA.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

Ancestral Characters.

None of the works on this subject contain any definite indications as to the ancestral shape and size of the maxilla of the Mammalia. Nor are the figures clear enough for us to conclude anything from them as to the shape, size and position of the maxilla in the Reptilia which are ancestral to the Mammalia.

Consequently the extension in the orbit of the maxilla in the ancestors of the Mammalia remains dubious. The data show that the palatine in the ancestral Reptilia lies in the rostral part of the orbit, and is joined on to it by an apophysis of the prefrontal. If the maxilla occurs in the rostral wall of the orbit, it is probably only located in the basal and the lateral part of the rostral wall of the orbit.

On the above the following ancestral character might be based: the maxilla has a small extension in the lateral basal part of the rostral wall of the orbit.

The next point to be settled with respect to the shape and size of the maxilla in the ancestors of the Mammalia is the shape and size of the zygomatic process. In the figures of the Reptilia this process is small-sized, the ancestral form of the jugal indicating the lacrymal-jugal contact. Consequently a second ancestral character might be: the maxilla has a small zygomatic process and has but a small share in forming the zygoma.

Primitive Characters.

According to BÜTSCHLI (1910) the maxilla in the Mammalia has a share in the formation of the bottom of the orbit, the caudal part of the maxilla exhibiting an apophysis towards the jugal, which varies in size. According to HOBSEN (1919) the zygomatic process of the maxilla is small in the primitive Mammalia. The

nasal capsule in the Mammalia has developed more in the caudal direction compared to that in the Reptilia, which has influenced the shape of the primitive maxilla. As in the preceding section the points to be settled here are the extension of the primitive maxilla in the rostral and medial wall of the orbit and the size of the zygomatic process.

As to the first point: the exclusion of the primitive maxilla from the medial wall of the orbit is the result of the following facts. When we will describe the shape and size of the primitive orbito-sphenoid we will assume that it extends to the lacrymal. As for the position of the primitive palatine we assumed that it lies in the rostral wall and in the medial wall of the orbit but has been ousted from the base of the rostral wall of the orbit by the maxilla. The extension in the caudal direction of the nasal capsule may have caused a shifting of the maxilla in the caudal direction. Consequently the maxilla may have supplanted the palatine in the base of the rostral wall of the orbit, as we have noted in the section on the primitive characters of the palatine. With the ancestral characters we have also assumed the basal position of the maxilla, but with this difference that with the primitive characters the maxilla extends further in the caudal direction and is distinctly located in the rostral basal part of the orbit. Consequently we might conclude from the above the following primitive character of the maxilla: the maxilla forms the base of the rostral wall of the orbit and extends slightly in the caudal direction.

As to the second point: HOGBEN gives no further description of the small-sized zygomatic process and he may possibly not have discriminated between the ancestral and the primitive characters. It is very probable that there is a jugal-lacrymal contact in the early Mammalia, this contact being either ancestral or primitive. So it is in the size of the zygomatic process that the maxilla in its primitive form differs but only little from the ancestral. Owing to the shifting of the nasal capsule in the caudal direction the zygomatic process may have become part of the basal-rostral wall of the orbit.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

Here we note many changes resulting from various causes. Extension in the vertical direction of the skull brings about a considerable change in the maxilla when the former is attended

by shortening of the skull. This we see in the skull of *Elephas*. In older specimens the skull is shorter and taller and the molar teeth lie basal to the temporal region; in the younger skulls the molar teeth lie basal to the orbit. The shape and size of the maxilla is also influenced by the masticatory function. A powerful masticatory function is often attended by a high maxilla. This high maxilla may develop apophyses dorsally, which may again influence the size of the lacrymal. The nature of the food or the way in which it is seized may for instance cause lengthening or shortening of the anterior part of the skull. This may bring about a change in the maxilla and its length may again influence the orbit. The position of the orbit can cause a change in the shape of the maxilla. An instance of this are the Primates. The above causes and other influences may cause the following characters of the maxilla of the Mammalia: the maxilla dorsally has an apophysis in front of the lacrymal; the maxilla dorsally has an apophysis at the back of the lacrymal; the maxilla develops an apophysis in the caudal direction in the medial wall of the orbit; the maxilla lies both in the oral and in the medial wall of the orbit; the maxilla develops a zygomatic process which owing to the expansion in the caudal direction extends into the temporal region of the skull.

Changes may be brought about by special influences, causing the following characters: the part of the maxilla which is located in the orbit has expanded and become bulb-shaped or dish-shaped.

CONTACT.

Ancestral Characters.

According to WILLISTON (1925) the maxilla of the Reptilia has primitive contact with the lacrymal, jugal, postorbital and palatine. From the Perm upwards there is moreover maxilla-nasal contact. This also applies to the Reptilia that are ancestral to the Mammalia. Consequently the following characters are ancestral according to WILLISTON: the maxilla-jugal contact; the maxilla-palatine contact; and if the lacrymal of the Reptilia is homologous with the lacrymal of the Mammalia: the maxilla-lacrymal contact. As was noted under "contact of the lacrymal" this contact may also be ancestral if the lacrymal of the Mammalia is homologous with the praefrontal of the Reptilia, this depends

on the view one takes with respect to the ancestors of the Mammalia.

If there is a separate postorbital present in the Mammalia the contact maxilla-postorbital may be ancestral. I did not find this contact in any of the Mammalia. If the postorbital fuses with the frontal in the ancestors the maxilla-frontal contact may be ancestral.

Primitive Characters.

According to WILLISTON (1925) the Reptiles have no primitive maxilla-praefrontal contact. There are not any exceptions mentioned but the figures indicate that in some skulls of the Therapsidae this contact occurs. According to SALOMON (1930) there is a praefrontal-maxilla contact in the Therocephalia, Gorgonopsidae and in the Bauriasauria; but in the Cynodontia this contact is absent. WILLISTON's and SALOMON's opinions are at variance except with respect to the Cynodontia. If the lacrymal of the Mammalia is homologous with the praefrontal of the Reptilia the maxilla-lacrymal contact may accordingly be either ancestral or primitive.

The maxilla-lacrymal contact may also occur along the basal rim of the lacrymal owing to which the lacrymal-jugal contact is broken. The former contact is either a primitive character or it dates from after the origin of the Mammalia. If the lacrymal in the Mammalia is homologous with the praefrontal of the Reptilia the reptilian lacrymal may have disappeared in the Mammalia. Instead of the lacrymal the maxilla may then have developed an apophysis. This seems plausible as there is shifting of the nasal capsule in the caudal direction. This apophysis, a primitive character of the Mammalia would then make the lacrymal-jugal contact impossible, which latter character would be a primitive contact. Positive statements with regard to this contact I did not find anywhere. In the description of the lacrymal it has been presumed that probably this form of contact is a character which may also arise after the origin of the Mammalia.

Another primitive character is absence of the maxilla-frontal contact; in the primitive Mammalia this contact is rendered impossible by the lacrymal-nasal and by the lacrymal-orbitosphenoid contact. According to the data of WILLISTON (1925) the frontal-maxilla contact may be primitive if the post-orbital of the Reptilia has fused with the frontal during the origin of the Mammalia. As has been noted this character may also be ancestral.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia during their further evolution.

One of the causes of these characters is extension of the maxilla in the upward direction. The maxilla developing an apophysis in dorsal direction causes contact of the maxilla with the oral side of the lacrymal and besides contact of the maxilla with the frontal on the oral side of the lacrymal; or contact of the maxilla with the caudal side of the lacrymal and besides contact of the maxilla with the frontal on the caudal side of the lacrymal.

Owing to the apophysis which the maxilla develops in the caudal direction the contact lacrymal-jugal is broken. As has been noted under primitive characters the loss of this contact can also be primitive.

Another result of the maxilla developing an apophysis in the caudal direction is an irregular maxilla-palatine contact.

The influence of the maxilla in the caudal direction is very marked where it causes the maxilla-orbitosphenoid or the maxilla-alisphenoid contact. Both orbitosphenoid and alisphenoid having primitive contact with the palatine, this condition must have arisen after the origin of the Mammalia.

FORAMINA.

Ancestral Characters.

According to BROOM (1915) a large infraorbital foramen is a character of the Cynodontia. So a large infraorbital foramen may be an ancestral character. A large infraorbital foramen, however, may also be a secondary mammalian character. In some of the ancestors of the Mammalia there is an infraorbital foramen present, which lies at some distance from the rim of the orbit; consequently an infraorbital foramen lying at some distance of the rim of the orbit may be an ancestral character.

Primitive Characters.

The data on this subject containing no clear indications, the question as to the size and position of the foramina still wants settling. A small infraorbital foramen caused by the primitive caudal extension of the oral part of the skull may be a primitive character.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia, during their further evolution.

According to OSBORN (1902) the bridge over the infraorbital foramen has become wider in the dolichocephal and narrower in the brachycephal forms. On this the following character might be based: the infraorbital foramen lies near the rim.

An infraorbital foramen which lies at some distance from the rim of the orbit may be an ancestral character; this character may also arise after the origin of the Mammalia, owing to an oral extension of the facial part of the skull; consequently it is very difficult to characterize this character.

According to HARRIS (1927) the Primates may develop more than one foramen, as they advance in age, so owing to secondary factors. This phenomenon of more than one infraorbital foramen is probably secondary.

A large infraorbital foramen may also be a secondary mammalian character. It may be caused by a stronger development of the masticatory function.

FRONTAL.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

A n c e s t r a l C h a r a c t e r s .

The first point to be considered is the question whether the frontal of the Mammalia is homologous with the frontal in the Reptilia, or with the frontal and the surrounding elements or at all events the postfrontal.

According to BROOM (1915) the frontals are small in the Cynodontia. According to WILLISTON (1925) the frontals in the Reptilia are located in the middle of the roof of the orbit. According to WORTMAN (1921) the postorbital process of the frontal of *Rhynchocyon* is homologous with the postfrontal in the Reptilia. According to BÜTSCHLI (1910) the Mammalia have a postorbital process on the frontal, where in the Reptilia the postfrontal was found. According to GADOW (1902) the frontal process of the Mammalia is a character found in the Theromorphae.

From BÜTSCHLI's, GADOW's and WORTMAN's data we can conclude that the frontal in the Mammalia has developed from the

frontal and postfrontal of the Reptilia, especially if the frontal in the Mammalia has a postorbital process.

Possibly the frontal of the Mammalia is only homologous with the frontal of the Reptilia and has not become fused with the postfrontal or the praefrontal of the Reptilia. BROOM's data and WILLISTON's figures show that the ancestral frontal is small-sized and lies in the centre of the roof of the orbit. If the frontal of the Mammalia is only to be homologized with the frontal of the Reptilia we have the following ancestral character: a small frontal located in the centre of the roof of the orbit.

The Mammalia may also have a separate frontal and a separate postfrontal or a separate praefrontal which are homologous with the separate bones of the Reptilia. According to WORTMAN (1921) the skull of *Rhynchocyon* has such a separate frontal process. However this separate frontal process might also be of secondary origin. Among the skulls of the Mammalia I investigated I only found a separate postorbital process in some Tupaiidae. It would require a better knowledge of the process of ossification to decide whether in these skulls the separate postorbital process is ancestral. Hence the following character may be assumed to be ancestral for the Mammalia: a separate bone occurs next to the frontal which occupies the same position as the frontal process of the frontal.

In the ancestors of the Mammalia a separate bone may also occur next to the frontal, which does not develop a frontal process. Accordingly another ancestral character of the Mammalia is: the frontal is connected with one or more separate bones, which neither form a frontal process nor belong to the parietal, alisphenoid, orbitosphenoid, palatine, maxilla or nasal. These bones are then to be homologized with the praefrontal, or the postfrontal of the Reptilia. Considering the nature of the position of the postfrontal in the Reptilia it is very probable that it occupies the position of a frontal process.

Another question is whether the praefrontal can become a process. It is only possible if the lacrymal in the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia. If this change occurs the most probable position of the process will be in the rostral part of the orbit, this being the position of the praefrontal in the Reptilia. Indications of the presence of this process in the Mammalia I did not find in any author. According to WEBER (1927) the occurrence of a praefrontal or postfrontal process in

the Mammalia is a reptilian character, but this author gives no further indication as to what bone in the Reptilia is homologous with this process.

Primitive Characters.

Under "ancestral characters of the frontal" it has been noted that the fusing of the praefrontal, frontal and postfrontal of the Reptilia may not have occurred until the origin of the Mammalia. If this is the case the primitive Mammalia have a long frontal, which also occurs when the fusing is ancestral. On the other hand a long frontal may also be due to extension of the cerebral cavity in the caudal direction in the Mammalia after their origin, so that it is very difficult to decide to what cause the elongation of the frontal must be ascribed.

According to BÜTSCHLI (1910) the frontals of the Mammalia develop marked apophyses in the ventral part of the medial wall of the orbit. No special groups of the Mammalia are mentioned but we are given to understand that this is a general character with the Mammalia. And as we have noted under the ancestral characters that it is dubious whether these elongations are ancestral or not, the following character may be primitive with the Mammalia: the frontal lies in the roof of the orbit but has one or more apophyses in the ventral part of the medial wall of the orbit. The apophyses may also be due to the fusing of the praefrontal or postfrontal with the frontal.

A primitive character may also be derived from the transformation of the reptilian skull into the mammalian. In the Mammalia the enlargement of the cerebral cavity is more marked than with the Reptilia. In the primitive Mammalia the extension is less marked than in the higher developed forms and from this we may conclude that the frontal too has less extension in the primitive forms. Hence we have the following character of the primitive extension of the frontal: the frontal is distinctly large in the oral and in the medial wall of the orbit but it is not bulb-shaped, nor does it arch over the orbit. In the Reptilia the parietal is markedly larger than the frontal. In the Mammalia the primitive frontal is markedly large and contrary to the ancestral frontal it does not differ much in size from the parietal.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia during their further Evolution.

These characters are chiefly due to the enlargement of the cerebral cavity. As has been noted under "ancestral characters" the frontal process of the Mammalia may be homologous with the postfrontal or perhaps with the praefrontal of the Reptilia. As has been noted under the ancestral characters WORTMAN (1921) found a separate frontal process in some of the Insectivora which according to him indicates an ancestral or a secondary relation.

According to COHN (1915) a frontal process may be due to enlargement of the cerebral cavity after the origin of the Mammalia. In this case, a frontal process does not occur until after the origin of the Mammalia. Hence we have the following character dating from this period: the frontal develops a process. This, however, is based on the assumption that the process develops in this period or on the fact that in the region round the process we find indications that the change in this part of the skull does not take place until after the origin of the Mammalia.

Another character due to the enlargement of the cerebral cavity is: the frontal forms an arch or the frontal is bulb-shaped.

Another change caused by the enlargement of the cerebral cavity is the lengthening of the frontal into the temporal fossa or a distinct extension in the upward direction. Hence we have the following characters: the frontal extends into the temporal fossa; the frontal is tall compared to the other bones of the medial wall of the orbit.

Besides to the enlargement of the cerebral cavity the extension of the frontal in the upward direction may be due to the extension of the skull in the same direction, attended by shortening.

The position of the orbit can also bring about a change in the frontal. An example of this are the Primates. Owing to the facial position of the orbit a wing-shaped bony plate develops on the caudal rim of the frontal sometimes upon the outer surface of the middle wall of the orbit.

In some Mammalia the position of the orbit has caused a bony bar to develop, which is composed of a frontal process and a process of the jugal or of the squamosal. Hence we have the following characters: a wing-shaped bone develops caudally on the frontal, separating the orbit from the temporal cavity the

frontal with the jugal or the squamosal forms a wing-shaped bony bar which bounds the orbit in the caudal direction.

The surrounding bones can also cause a change in the frontal. A large extension of the orbitosphenoid for instance can cause a considerable reduction of the frontal in the orbit.

The palatine too can develop an apophysis in the dorsal direction and influence the frontal. This influence of the surrounding bones on the frontal is however limited to a few cases here or there in the various species and is not typical of one special order of the Mammalia.

CONTACT.

Ancestral Characters.

According to WILLISTON (1925) the frontal of the Reptilia has contact with the nasal, the praefrontal, the postfrontal and with the parietal. In his figures he shows that if there is an orbitosphenoid it is contiguous to the frontal. If we assume the mammalian frontal to be homologous with the reptilian frontal and the mammalian lacrymal with the reptilian praefrontal the frontal-lacrymal contact is ancestral. If the praefrontal has fused with the frontal and if the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia the frontal-lacrymal contact is likewise ancestral. The frontal-parietal contact is ancestral both if the mammalian frontal is homologous with the reptilian frontal, and if the frontal has fused with the postfrontal in the ancestors. If there is a separate postfrontal present in the Mammalia, the postfrontal contact is ancestral. GREGORY (1913) indicates another ancestral contact, viz., the frontal-orbitosphenoid contact. If the mammalian frontal is homologous with the reptilian frontal or if the reptilian praefrontal has fused with the mammalian frontal we have the following ancestral contact: the frontal-nasal contact.

According to GREGORY and NOBLE (1924) the frontal-alisphenoid contact is an ancestral character, which opinion is based on the fact that in *Diademodon browni* Seeley the frontal is contiguous to the epipterygoid and on the assumption that *Diademodon* is ancestral to the Mammalia and that the epipterygoid in this skull is homologous with the alisphenoid.

If the postorbital has fused with the frontal in the ancestors

of the Mammalia, the frontal-maxilla contact may be ancestral. This contact, however, may also be primitive, as has been mentioned under "contact of the maxilla".

Primitive Characters.

According to BÜTSCHLI (1910) the mammalian frontals form marked apophyses in the downward direction in the orbit, which may be contiguous with the lacrymal, the orbitosphenoid, the maxilla and the palatine. This author, however, omits stating if the condition referred to, is primitive, so that his data are of little value in indicating primitive contact. If the primitive condition is meant the following primitive character can be inferred from his data: lacrymal-frontal contact; this is on the assumption that the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian and that there is a primitive fusing of the prae-frontal with the frontal or loss of the prae-frontal. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-frontal or if the fusing of the prae-frontal and the frontal is ancestral, then the lacrymal-frontal contact is an ancestral character, as has already been noted under ancestral characters. From BÜTSCHLI's data we might conclude that the orbitosphenoid-frontal contact is a primitive character; it is, however, ancestral, as has been noted under the ancestral characters. The palatine-frontal contact cannot be primitive either, as in describing the primitive orbitosphenoid we assumed that the latter extended to the lacrymal. Hence it is excluded by the shape and size of the lacrymal that there is a primitive contact of the maxilla caudal to the lacrymal with the frontal. If we do not assume that the primitive orbitosphenoid extends to the lacrymal the palatine-frontal contact may be primitive. So the apophyses of the frontal have modified the forms of contact but they have not caused any new contacts.

As has already been mentioned under "contact of the maxilla" the frontal-maxilla contact may be primitive if the postorbital has fused with the frontal. If the fusing of the postorbital and the frontal is primitive the frontal-squamosal contact may be primitive. The primitive characters can also be more or less inferred from the primitive condition of the mammalian skull. In the enlargement of the cerebral cavity in the Mammalia the frontal and the orbitosphenoid have grown much longer compared to the Reptilia. The primitive orbitosphenoid extends to the lacrymal and the contact of the primitive frontal and the orbitosphenoid

is markedly wider than the ancestral contact which is but narrow.

Another primitive character is the wide contact between the parietal and a large primitive frontal.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

Most of these forms of contact are due to changes in the bones surrounding the frontal. To changes in the shape and size of the maxilla are due: contact of the frontal with the maxilla, oral to the lacrymal, caused by the maxilla developing an apophysis oral to the lacrymal on to the frontal or by the ventral extension of the frontal; contact of the frontal with the maxilla, caudal to the lacrymal, the maxilla developing an apophysis caudal to the lacrymal on to the frontal or the frontal extending ventrally.

Owing to the ventral extension of the frontal may also arise the contact of the frontal with the oral side of the orbitosphenoid.

In the Mammalia a separate praefrontal sometimes occurs, as in the Monotremata, which is either an ancestral or a primitive character. If in the other Mammalia the praefrontal fuses with the frontal or the lacrymal the result is frontal-lacrymal contact, which character dates from after the origin of the Mammalia. If there is a separate postfrontal, as in *Rhynchocyon*, its fusing with the frontal also dates from after the origin of the Mammalia; the same applies to the frontal-squamosal contact if this fusing has caused rupture of the ancestral orbitosphenoid-parietal contact.

Extension of the alisphenoid or the frontal can cause alisphenoid-frontal contact, caudal to the orbitosphenoid. According to GREGORY and NOBLE (1924) this is an ancestral character, this contact being found with the epipterygoid of *Diademodon browni* Seeley. In my opinion the number of the skulls investigated by these authors is too small to prove the truth of this statement and the date of the origin of this contact remains an open question.

The alisphenoid orally developing an apophysis upwards can cause frontal-alisphenoid contact, oral to the orbitosphenoid.

Extension of the jugal can cause jugal-frontal contact oral or caudal to the lacrymal.

Owing to the changes in the shape and size of the frontal the following uncommon contacts can arise: contact of the frontal and the oral or the caudal rim of the alisphenoid; contact be-

tween the frontal and the oral or the caudal rim of the lacrymal.

The caudal extension of the frontal may cause widening of the frontal-parietal contact. The extension of the frontal may cause rupture of the ancestral orbitosphenoid-parietal contact and the appearance of the frontal-squamosal contact.

Owing to the changes in the shape and size of the frontal and of the jugal a bony bar may arise which shuts off the orbit caudally, and causes frontal-jugal contact; this contact, however, may also be ancestral or primitive.

Modifications in the frontal may cause frontal-palatine contact, the width of which contact depends on different influences which have been mentioned under "contact of the palatine". The extension of the frontal may also cause rupture of the lacrymal-orbitosphenoid contact and the appearance of new contacts which reduce the contact frontal-orbitosphenoid. The contact frontal-alisphenoid may also arise after the origin of the Mammalia by the extension of the frontal, or the alisphenoid or by the influence of the orbitosphenoid.

FORAMINA.

Indications as to the nature of the foramina of the frontal I did not find with any author; consequently it is practically impossible to classify the characters of the supraorbital foramina, etc. Besides the characters of the foramina of the frontal generally occur in special species only and not in any larger groups.

ORBITOSPHEOID.

SIZE, SHAPE AND POSITION.

Ancestral Characters.

The classification of the characters of the mammalian orbitosphenoid requires the knowledge of its homology. For this both the adult skull and the "Anlage" must be studied, of the orbitosphenoid and of the interorbital septum.

"Anlage" of the Orbitosphenoid.

GAUPP (1908) holds that the mammalian ala orbitalis develops out of the suprasedal planum which in the Rhynchocephalia and the Sauria lies over the interorbital septum. He does not give any further indications, so his data are of little use in finding

the relationship of the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid.

According to DE BEER (1926) the "Anlage" of the orbitosphenoid of all the Vertebrates is located in the orbital cartilage. It may be attached to the trabecular plate by two fillets, the taenia metoptica and the taenia prootica, the latter of which lies behind the other. These two fillets occur in the Reptilia with the exception of the snakes. Among the Mammalia only in the Monotremata the taenia prootica occurs, but vestigially, as the taenia clino-orbitalis. In the Marsupialia and the Placentalia the taenia prootica has disappeared. In another publication DE BEER (1930a) states that the orbital cartilage of the Sauropsida may undergo such a change that only the taenia metoptica remains and the anterior part of the orbital cartilage is reduced to a vertical plate, which in the centre forms the supraseptal planum.

DE BEER further remarks that in some Mammalia, for instance in the Primates and the Rodentia which have an interorbital septum, the orbital cartilage or the ala orbitalis, which is attached to the dorsal rim of the septum, has more or less the shape of a reptilian supraseptal planum.

From DE BEER's statements it appears that in indicating the ancestral characters of the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid in a more limited sense it must either be compared with some part of the reptilian orbital cartilage or with the whole orbital cartilage, which shows that the ancestral characters of the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid have not been clearly indicated yet. Nor is it clear in what Mammalia these characters occur. Besides reliable conclusions can hardly be drawn from the ancestors of the Mammalia, these being fossil Reptilia; for this article the skulls of recent Reptilia have been compared.

"Anlage" of the interorbital septum.

Like GAUPP, MATTHES (1922) holds that the Reptilian interorbital septum develops independently of the orbitosphenoid, viz., as a raised portion of the basis cranii.

According to MATTHES (1922) the interorbital septum in *Lacerta* is located behind the nasal capsule and extends on to the pars chiasmatica of the orbitotemporal region of the skull. So for the Mammalia too this must be the ancestral position

of the interorbital septum. However, though the occurrence of the interorbital septum in the orbit may be ancestral, its position in the orbit may be of a secondary character; changes may have taken place, till finally the septum regained its ancestral position in the orbit. For instance the interorbital septum may be primitively located in the nasal cavity but owing to the shifting of the orbit or the abbreviation of the rostral part of the skull it regains its ancestral position in the orbit.

According to DE BEER (1930a) the interorbital septum is an independent formation, which soon obtains contact with the trabeculae. The dura mater and the membranous part of the skull is stretched up from the trabeculae and forms a vertical wall between the orbits, in which wall chondrification sets in.

From what was mentioned under "Anlage of the orbitosphenoid", it follows that according to DE BEER (1926) the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid is homologous with the primary "Anlage" of the reptilian orbital cartilage. We must now settle the question if this cartilage contains the "Anlage" of the interorbital septum. If the interorbital septum is contained in this cartilage the occurrence of an interorbital septum may be an ancestral character for the Mammalia. However the exact position of the interorbital septum is not indicated clearly in DE BEER's article (1926). DE BEER (1930a) holds that the ancestral characters of the Mammalia occur in certain Reptilia. These Reptilia have a suprasedal planum which according to him has originated as part of the orbital cartilage, reduced in the anterior part to a vertical plate, which in the centre forms the suprasedal planum. Probably DE BEER (1930a) means to indicate that the interorbital septum of the Primates and of the Rodentia is homologous with the interorbital septum of the Sauropsida, though this does not appear very clearly from his article.

According to the data of GAUPP and MATTHES the presence of an interorbital septum is also an ancestral character but its "Anlage" differs from the one indicated by DE BEER (1926).

According to DE BEER (1930a) the interorbital septum and the orbitosphenoid have developed out of one "Anlage"; GAUPP and MATTHES, however, hold that they did not arise out of the same "Anlage". So the question may be raised: is a mammalian skull ancestral if it exhibits ancestral characters only in the interorbital septum or must both interorbital septum and orbito-

sphenoid have ancestral characters? This is connected with the question as to the relation between the interorbital septum and the orbitosphenoid in the Reptilia.

The Adult Skull.

Orbitosphenoid.

WILLISTON (1925) mentions the variability and the dubious shape of the reptilian orbitosphenoids and laterosphenoids.

According to DE BEER (1926) an orbitosphenoid occurs in all the Vertebrates from the osseous fish down. He holds that the laterosphenoids of the crocodiles and the snakes have developed from the pila prooticae; in *Sphenodon* and *Lacerta* the pila metoptica can ossify into a laterosphenoid or into a modified orbitosphenoid. In DE BEER (1926) we do not find the relation between the reptilian orbitosphenoid and the laterosphenoid nor the mode of ossification clearly indicated.

VERSLUYS (1924) considers the two bones, the orbitosphenoid and the laterosphenoid, as ossifications of the primary lateral wall but he gives no further indications as to shape, size or contact. This author considers the mammalian orbitosphenoid homologous with the orbitosphenoid of the Sauropsidae.

From the above we can conclude that the mammalian orbitosphenoid is homologous with the reptilian; WILLISTON's figures show that the Reptilian orbitosphenoid is hardly bigger than the foramen opticum and occupies an all but vertical position. Accordingly a small orbitosphenoid is an ancestral character, its extension being only slightly larger than the optic foramen and its position being vertical.

From DE BEER's statements we can also conclude that the mammalian orbitosphenoid is homologous with the reptilian laterosphenoid. DE BEER sometimes calls the reptilian laterosphenoid a modified orbitosphenoid. In the mammalian skull this bone, the laterosphenoid, is not a separate element. In the transition to the mammalian skull it may disappear or fuse with the surrounding bones. According to DE BEER the reptilian laterosphenoid develops out of the pila prootica or the pila metoptica, which are the roots of the orbital cartilage. However, it is also possible that in the transition to the Mammalia the vestige of this laterosphenoid lies side by side with the mammalian orbitosphenoid as a second bone, or to state it differently,

that the orbitosphenoid is composed of two bones, one of which is homologous with the orbitosphenoid and the other with the laterosphenoid of the Reptilia.

The interorbital Septum.

According to VOIT (1909), KERNAN (1916) and DE BURLET (1916) some mammalian skulls show appendices of the basis the alae hypochiasmaticae, which fuse with one of the roots of the ala orbitalis and are homologous with the cartilagineae hypochiasmaticae of *Lacerta*. From this we can conclude that if in this adult skull these alae hypochiasmaticae would ossify separately and if in the Mammalia a composed orbitosphenoid is present it may be homologous partly with the orbitosphenoid and partly with the alae hypochiasmaticae.

According to the literature consulted and the skulls investigated by me most of the adult Reptilian skulls have an interorbital septum. So the occurrence of an interorbital septum in the adult mammalian skull may be an ancestral character. In many adult reptilian skulls this septum, which as a rule remains connective tissue, is separate from the orbitosphenoid, which ossifies. If this interorbital septum occurs ossified in the Mammalia it may still be the ancestral reptilian septum. The interorbital septum and the orbitosphenoid of the Mammalia may ossify separately, consequently the mammalian interorbital septum may remain separate throughout life.

Primitive Characters.

"Anlage."

According to NOORDENBOS (1904) the ala orbitalis of the Mammalia grows in the upward direction only secondarily.

According to MATTHES (1922) the lower Mammalia have not an ordinary orbital wing in the primordial cranium but a cartilaginous mass connected with the basis by a narrow bar.

According to DE BEER (1926) a vestige of the cartilaginous fillets between the orbital cartilage and the basis cranii still occurs in the Monotremata, as *taenia prootica*. It has disappeared in the Marsupialia and in the Placentalia.

The figures show that the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid is much larger than that of the alisphenoid. The ala orbitalis extends to the nasal capsule.

From the above data of the "Anlage" the following primitive characters can be deducted: a low ala orbitalis, which is not distinctly separate from the surrounding cartilages and which is one of the principal skeletal elements that constitute the lateral wall of the orbit; a narrow connection with the basis, in the case that we may assume that in the Marsupialia and in the Placentalia the primitive characters of the Monotremata have been preserved. In the case, however, that the latter are descendants of another branch of the Reptilia, the following primitive character holds for the other Mammalia: the connections with the basis are lacking.

The Adult Skull.

The literature I consulted does not mention any primitive characters of the adult mammalian orbitosphenoid.

Hence these primitive characters have to be deducted from the "Anlage" of the mammalian orbitosphenoid or inferred from the changes which must have taken place in this part of the skull in the transition from the reptilian skull to the mammalian.

In the Reptilia the interorbital septum is one of the principal bones that constitute the medial wall of the orbit. As, compared to the reptilian skull, the cerebral cavity has extended during the origin of the Mammalia in the rostral direction and the nasal cavity in the caudal direction; this tropibasal condition of the Reptilia becomes secondarily platybasal in the Mammalia.

The mammalian nasal capsule shifting in the caudal direction, compared to the reptilian skull, the structure of the medial wall of the orbit changes, and as MATTHES (1922) indicates, the reptilian interorbital septum is converted into a part of the mammalian septum nasi. According to this author the interorbital septum can either be partly or completely converted into the septum nasi, the conversion being complete when the nasal capsule has contact with the alae orbitales. This gives rise to the following question: is the first condition described by MATTHES primitive for the Mammalia; or in other words is the rest of the interorbital septum in the orbit primitive or is it secondary, part of the septum nasi having been reconverted into the interorbital septum?

HENCKEL (1928*b*) mentions an interorbital septum, which in the higher Primates occurs in different stages of development.

That this point still wants investigating is shown by HENCKEL where he states, that it is still doubtful with what parts of the mammalian skull the reptilian interorbital septum is homologous.

If in the primitive Mammalia the interorbital septum has altogether disappeared from the medial wall of the orbit, the question arises: has it partly been replaced by the primitive orbitosphenoid and has the latter extended owing to the disappearance of the interorbital septum and the enlargement of the cerebral cavity? In the latter case, in accordance with the "Anlage" the following character would be primitive: a large orbitosphenoid, which extends on to the lacrymal.

Considering the "Anlage" the following character may be primitive for the shape and size of the adult mammalian orbitosphenoid: a markedly long orbitosphenoid extending on to the lacrymal, which is in accordance with the extension of the ala orbitalis on to the nasal capsule.

A primitive large orbitosphenoid may also be due to the partial disappearance of the interorbital septum from the orbit during the transition to the primitive Mammalia. If the orbitosphenoid fuses with the remaining part of the interorbital septum the outcome may also be a large orbitosphenoid which also extends to the lacrymal, this latter part belonging to the interorbital septum.

In some Reptilia the alae hypochiasmaticae occur as separate bones. A large orbitosphenoid may also be due to the fusing of these elements with the orbitosphenoid during the rise of the Mammalia.

The primitive position of the orbitosphenoid can be inferred from the enlargement of the cerebral cavity. According to HENCKEL (1928b) the dorsal rim of the orbitosphenoid has a horizontal position in the higher Primates, which seems to indicate that the position of this rim becomes more horizontal in the higher Mammalia. Hence the following character may be supposed to be primitive for the position of the orbitosphenoid: the dorsal rim of the orbitosphenoid of the Mammalia has a more slanting position than in the Reptilia, but not quite horizontal; it is not bent dorsally.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

One of the causes which may influence the shape and size of

The orbitosphenoid is a change in the shape of the cerebral cavity, which may become wider or deeper. Owing to the deepening of the cerebral cavity the orbitosphenoid becomes markedly higher. One of the changes brought about by the deepening of the cerebral cavity is the approach to a horizontal instead of a slanting position of the orbitosphenoid. In some skulls, among others in the Primates the orbitosphenoid exhibits ridges and crests, due to a change in the position of the orbit, which from lateral becomes more facial; a similar condition can also be caused by the extension of the cerebral cavity. Abbreviation of the skull may cause pleats in the orbitosphenoid, such as are found in the skull of *Elephas*, the orbitosphenoid of which shows pleats as the animal grows older.

Under "primitive characters" we assumed that in the transition to the Mammalia the interorbital septum either disappeared from the orbit or remained partly visible. In the latter case the following character may be supposed to have arisen after the origin of the Mammalia: the interorbital septum is absent in the medial wall of the orbit. As the interorbital septum may be partly located in the cerebral cavity, it may be invisible exteriorly, as it is covered by the wall of the cerebral cavity. The interorbital septum may also lie partly in the nasal region and partly between the two orbitosphenoids. As to the latter position of the interorbital septum it is ancestral in that it lies between the two eyes, but this is no longer visible in the medial wall of the orbit, owing to the extension of the orbitosphenoids.

HENCKEL's (1928*b*) and DE BEER's (1930*b*) articles also show the difficulties that arise in typifying the condition of the interorbital septum of the mammalian skull. As its disappearance may have occurred after the origin of the Mammalia, so its presence in the orbit may be a secondary phenomenon. If we assume that in the primitive condition of the skull the interorbital septum has partly or entirely been converted into the septum nasi the reappearance of the interorbital septum in the medial wall of the orbit may be a character dating from after the origin of the Mammalia. One of its causes may be a distinct shifting of the nasal capsule in the oral direction. This condition is indistinguishable from the ancestral in which an interorbital septum which is not fused with the orbitosphenoid is supposed to occur in the medial wall of the orbit. Another cause of the appearance of an interorbital septum is the deepening of the

orbit. Hence the following character is to be deducted from the above: the orbitosphenoids fuse and are partly converted into an interorbital septum. A similar condition, which occurs in many Rodentia may also be ancestral if between the two orbitosphenoids there is an interorbital septum.

A condition whose characters contain clear indications of dating from after the origin of the Mammalia is the conversion of the palatine into a septum. This occurs in some Carnivora pinnipedia and may be due to the deepening of the orbit.

The surrounding bones may also influence the shape and size of the orbitosphenoid. The extension of the frontal, the palatine or the alisphenoid may cause reduction of the orbitosphenoid, which condition is indistinguishable from an ancestral small-sized orbitosphenoid. Accordingly caution is required in indicating the character of a small-sized orbitosphenoid and every special case should be studied separately.

CONTACT.

Ancestral Characters.

According to WILLISTON (1925) the reptilian orbitosphenoid has contact with the basisphenoid and dorsally with the parietal. Any further indications of this contact I did not find in the literature. The figures, however, also show contact between the reptilian orbitosphenoid and the frontal and the interorbital septum. Hence the following contacts may be ancestral: the orbitosphenoid-parietal contact; the orbitosphenoid-frontal contact; the orbitosphenoid-basisphenoid contact; the orbitosphenoid-interorbital septum contact. The latter contact is a separate form only if the orbitosphenoid and the interorbital septum ossify separately, as that they have a separate centre of ossification. As the appearance of the interorbital septum in the orbit may also date from after the origin of the Mammalia caution is required in classifying this contact.

WILLISTON (1925) does not mention the orbitosphenoid-praesphenoid contact. The dating of the alisphenoid-orbitosphenoid contact depends on the view one takes with respect to the homology of the mammalian alisphenoid. If the alisphenoid is homologous with the laterosphenoid the alisphenoid-orbitosphenoid contact is probably ancestral; it is probably not ancestral if the alisphenoid is homologous with the epipterygoid, as according

to WILLISTON the ancestral Reptilia have no epipterygoid-orbitosphenoid contact; nor is it ancestral, if the alisphenoid is homologous with the processus basipterygoideus, the contact between the orbitosphenoid and the processus basipterygoideus being absent in the Reptilia.

Primitive Characters.

Clear indications as to the primitive characters of the orbitosphenoid contact are lacking in the literature. Accordingly these characters can only be deducted from what is supposed to be the primitive shape, size and position of the orbitosphenoid.

The primitive "Anlage" of the orbitosphenoid seems to indicate a large orbitosphenoid, provided we assume that the inter-orbital septum is lacking in the orbit. The "Anlage" of the orbitosphenoid extends to the nasal capsule and the latter being bounded at the back by the lacrymal, the following contact may be considered primitive: the lacrymal-orbitosphenoid contact. If we assume that the primitive extension of the orbitosphenoid, compared to its ancestral size, is caused by the enlargement of the cerebral cavity, or the fusing of the orbitosphenoid and the inter-orbital septum, the primitive character is: a fair-sized and marked contact of the orbitosphenoid with the frontal, which excludes the contact: maxilla-frontal and palatine-frontal.

On the assumption that the primitive form of the adult orbitosphenoid has developed out of the primitive form of the ala orbitalis, the following character can be based: the orbitosphenoid is bounded by the alisphenoid basally. Indications of this character are also found in the "Anlage" of the alisphenoid, the ala temporalis, which lies basally to the ala orbitalis. If the alisphenoid is homologous with the epipterygoid or the processus basipterygoideus this contact may also be primitive.

As was noted under "Contact of the palatine" the palatine-orbitosphenoid contact is also primitive.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

These characters are closely related with the shape, size and position of the orbitosphenoid. Different forms of contact may also be due to the appearance of an interorbital septum in the

orbit after the origin of the Mammalia. As has been noted above in describing shape and size, a change in the size of the surrounding bones, viz., the extension of the maxilla or of the palatine upwardly, can reduce the size of the primitive orbitosphenoid. This reduction in size may cause rupture of the lacrymal-orbitosphenoid contact and the appearance of new contacts: the frontal-maxilla contact and the frontal-palatine contact on the oral side of the orbitosphenoid. These two forms of contact cause narrowing of the orbitosphenoid-frontal contact.

Reduction of the orbitosphenoid caused by the extension of the alisphenoid may result in contact of the alisphenoid with the oral side of the orbitosphenoid. In this contact the alisphenoid has developed an apophysis upwardly oral to the orbitosphenoid. The alisphenoid also developing an apophysis upwardly caudal to the orbitosphenoid, another character is contact between the alisphenoid and the caudal side of the orbitosphenoid.

As has been noted under "contact of the palatine" another character which arose after the origin of the Mammalia is the rupture of the palatine-orbitosphenoid contact.

The extension of the cerebral cavity may also cause a change in contact; if the cerebral cavity becomes higher and wider, the orbitosphenoid also changes, as has been noted under "shape, size and position", and consequently an irregular contact with the frontal and a wide contact with the parietal is formed. The extension of the cerebral cavity may also cause the orbitosphenoid to be folded sideways, and the following contact is formed: the orbitosphenoid-squamosal contact, which replaces the alisphenoid-squamosal contact. The orbitosphenoid-squamosal contact is not an ancestral character as appears from the figures and the skulls investigated; it cannot be primitive either, as we must assume that a primitive alisphenoid has a narrow contact with the parietal, which excludes the orbitosphenoid-squamosal contact.

The maxilla growing in the caudal direction may cause maxilla-orbitosphenoid contact.

One contact occurs in the Primates only, viz., the ethmoid-orbitosphenoid contact. This contact also dates from after the origin of the Mammalia and is due to the extension backwards of the organ of smell or by a modified position of the eyes, which in the Primates have a distinctly facial position.

Another form of contact is the orbitosphenoid-interorbital septum contact which may be caused by this septum extending in the

caudal direction and thus obtaining contact secondarily with the orbitosphenoid or by the reappearance of this septum in the orbit.

FORAMINA.

Ancestral Characters.

The figures of the Reptilia show a foramen opticum on the caudal side of the orbitosphenoid. From this the following ancestral character can be deducted: the foramen opticum lies on the caudal side of the orbitosphenoid.

In the ancestral Reptilia the orbitosphenoid is small, sometimes it forms part of the septum and, the orbitosphenoids lying in such close proximity, a connection is formed between the orbits by the foramen opticum. Consequently the following character is ancestral for the Mammalia: the two orbits are connected by the two foramina optica. A small orbitosphenoid and the just mentioned connection may also arise after the origin of the Mammalia, for instance owing to the extension of the palatine and the maxilla or the deepening of the orbit.

Primitive Characters.

The presence of one common foramen opticum-sphenorbitale may also be a primitive character, if in the "Anlage" the foramen opticum and the foramen sphenorbitale are not separated. However this character can also be ancestral as it occurs in some fossil Reptilia and, as will be noted, it may also be a secondary character.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

The presence of one foramen opticum-sphenorbitale may be due to a reduced orbitosphenoid or to it being pushed in the caudal direction, owing to the extension of the surrounding bones. This character cannot be classified unless the surrounding bones contain clear indications. Another character dating from after the origin of the Mammalia is: the perforation of the orbitosphenoids owing to which a connection between the two orbits is formed which may serve as a passage for the nerves. This opening may be due to the deepening of the orbit.

HOMOLOGY.

To classify the characters of the mammalian alisphenoid the knowledge of its homology is required. For this both the adult skull and the "Anlage" must be studied.

According to GAUPP (1908) the root of the "Anlage" of the mammalian alisphenoid, the so-called processus alaris, forms part of the reptilian trabecular plate. The upright part, the lamina ascendens or ala temporalis is connective tissue in the Monotremata, but ossified in the other Mammalia. According to GAUPP the connective tissue develops into the cartilaginous lamina ascendens of the higher Mammalia. GAUPP homologizes the ala temporalis with the reptilian processus basiptyergoideus.

According to VOLT (1909) the mammalian processus alaris is homologous with the reptilian processus basiptyergoideus. This author holds that only the processus alaris has developed out of the ala temporalis, the lamina ascendens being an addition. So this author differs from GAUPP in that he does not consider the lamina ascendens homologous with the processus basiptyergoideus.

WATSON (1916) considers the processus alaris homologous with the reptilian processus basiptyergoideus, and part of the lamina ascendens with part of the reptilian bar-shaped pterygo-palatine. The other part he considers a neomorph in the Mammalia. According to this author there is a bar of connective tissue between the lamina ascendens and the auricular tissue, already termed "membrana sphenobturatoria" by GAUPP. This connective tissue fuses with the lamina ascendens of the higher Mammalia and also ossifies. WATSON looks upon this connective tissue as ancestral.

According to FAWCETT (1910) the alisphenoid has partly developed out of the membrana sphenobturatoria.

TOEPLITZ (1920) homologizes a bar of connective tissue with the membrana sphenobturatoria and states its presence also in *Didelphys marsupialis* L. MATTHES (1922) also mentions its presence in *Didelphys* and in *Dasyurus*, and adds that subsequently it ossifies.

According to DE BEER (1926) the "Anlage" of the mammalian alisphenoid consists partly of the processus ascendens (this part

develops between V_1 and V_2), partly out of the ala temporalis which arises between V_2 and V_3 . The processus ascendens also occurs in the lower vertebrates and then ossifies as the epipterygoid. The ala temporalis is primitive for the Mammalia. According to DE BEER the basal "Anlage" of the alisphenoid, the processus alaris, is homologous with the reptilian processus basipterygoideus.

On the homology of the alisphenoid studied and based on the adult skull opinions vary considerably. According to KESTEVEN (1918) the mammalian alisphenoid may be homologous with the reptilian alisphenoid, an opinion still held by GREGORY in 1913. According to this author the alisphenoid in the Cynodontia is homologous with the mammalian alisphenoid.

According to GREGORY and NOBLE (1924), however, the epipterygoid of the Cynodontia is homologous with the mammalian alisphenoid, an opinion shared by BROOM (1915), who describes the epipterygoids of the Cynodontia as large-sized. GREGORY and NOBLE's figures also indicate a large epipterygoid.

Ancestral Characters.

"Anlage".

The literature I consulted does not contain any clear indications of the nature of the "Anlage" of the alisphenoid. To know the ancestral characters, those of the "Anlage" of the homologous elements of the ancestors, ancestral Reptilia, should be known. As a matter of fact such indications are practically impossible, as the presumed ancestors of the Mammalia are all fossils, the ontogeny of which is bound to remain unknown. For this article the literature on the skulls of recent Reptilia have been investigated, of which it has been assumed that in many points of the primordial cranium they resemble their fossil ancestors.

The "Anlage" of the alisphenoid of the Mammalia mentioned in the literature on this subject seems to indicate that the whole or a part of the alisphenoid is ancestral. Also those authors, who hold that the entire alisphenoid is ancestral never state the presence of one element in this ancestral "Anlage", but always indicate an ancestral "Anlage" which is composed of two elements. GAUPP considers it homologous with the trabecular plate and the processus basipterygoideus. Most authors hold that the

alisphenoid is partly ancestral, partly primitive for the Mammalia. According to VORR the basis only is ancestral and the upright part, the lamina ascendens, primitive. According to DE BEER the basis is homologous with an ancestral element of the skull; part of the upright part, the lamina ascendens, is ancestral and homologous with the epipterygoid, the other part, the ala temporalis, being primitive for the Mammalia. WATSON shares this opinion and considers the lamina ascendens partly homologous with the bar-shaped pterygo-palatine and partly a primitive formation.

The presence of the membrana sphenobutatoria may give rise to difficulties. It is a bundle or a plate of connective tissue of ancestral origin and a development of the auricular capsule. According to TOEPLITZ, MATTHES and WATSON the "Anlage" of the membrana sphenobutatoria fuses with the "Anlage" of the alisphenoid in the higher Mammalia and subsequently ossifies. Consequently the "Anlage" of the mammalian alisphenoid is possibly homologous with some parts of the "Anlage" of the reptilian skull, the membrana sphenobutatoria as connective tissue being of ancestral origin, according to WATSON.

MATTHES (1922) recommends a more minute study of the "Anlage" of the mammalian alisphenoid.

As to the shape and size of the "Anlage" of the alisphenoid we can conclude from GAUPP's statements and from the position of the trabecular plate, and of the processus basipterygoideus that the "Anlage" is small and that it occupies a horizontal position; it has chiefly extended in the basal part of the skull. From DE BEER's and WATSON's data we can infer that the "Anlage" of the ancestral alisphenoid is located both basally and in the medial wall of the temporal region of the skull and that its position in this wall is comparatively high.

The Adult Skull.

The characters of the alisphenoid can be classified according to the different homologies.

If, according to KESTIVEN, the mammalian alisphenoid is homologous with the reptilian, the alisphenoid extends also in the dorsal part of the medial wall of the orbit and is small. If it is assumed that the alisphenoid owes its origin to ossification of the trabecular plate and of the processus basipterygoideus, the alisphenoid lies in the medial wall, but not in its dorsal part.

According to GREGORY and NOBLE an ancestral character of the mammalian alisphenoid is a markedly large size. In my opinion there is a gap in GREGORY and NOBLE's reasoning. Their investigations have been restricted chiefly to *Diademodon browni* Seeley, whereas it is far from settled what Cynodontia are ancestral to the Mammalia, even if we assume that the epipterygoid in the Cynodontia is homologous with the mammalian alisphenoid. A comparison of many different skulls of the Cynodontia seems to us a more reliable method to classify the characters.

However, in forming opinions based on the mammalian skulls, caution is also required. Though the alisphenoids of *Didelphys* and of *Dasyurus* exhibit many points of resemblance with the epipterygoid of *Diademodon browni* Seeley, an investigation of many Mammalia shows distinctly that various influences may modify the skull and it will not do to call the alisphenoid of *Didelphys* ancestral merely because in other respects the Marsupialia are ancestral.

In the literature on this subject a membrana sphenobturatoria is mentioned in the Marsupialia, especially in *Dasyurus* and in *Didelphys*. This membrana fuses with the "Anlage" of the alisphenoid. As will be mentioned lower down under "primitive characters" this may give rise to a primitive large-sized alisphenoid in the Mammalia. DE BEER (1926) also indicates that the "Anlage" of the mammalian alisphenoid extends dorsally, which is also a primitive character of the Mammalia. From the above data it can be inferred that GREGORY and NOBLE based their opinion not on an ancestral, but on a primitive alisphenoid.

From the literature I consulted and the skulls I investigated we could further deduct the following ancestral character: a composed alisphenoid. The component bones may be the trabecular plate and the processus basipterygoideus or the laterosphenoid and the epipterygoid or the laterosphenoid and the processus basipterygoideus or the processus basipterygoideus and the pterygopalatine; the alisphenoid may have developed out of the ancestral membrana sphenobturatoria and the epipterygoid or out of the membrana sphenobturatoria and the processus basipterygoideus, which results in a composed alisphenoid, if the membrana sphenobturatoria would have a separate centre of ossification. However, I personally never found a composed alisphenoid in any of the Mammalia.

Primitive Characters.

"Anlage".

According to DE BURLET (1916) the primitive "Anlage" of the ala temporalis has a very wide basis. On this datum the following primitive character can be based: a wide contact with the basis cranii.

The figures of the primordial cranium show that the "Anlage" of the alisphenoid, the ala temporalis, is not so much located in the orbit but chiefly in the temporal cavity and is smaller than the ala orbitalis. According to GAUPP the primitive alisphenoid is low and the lateral walls are slightly bent sideways; this is also stated by GREGORY and NOBLE (1924). From these data the following character can be deducted: the ala temporalis is located exclusively in the temporal cavity and is small compared to the ala orbitalis; the ala temporalis is bent sideways.

According to DE BEER's (1926) investigations the "Anlage" of the mammalian alisphenoid is composed partly of a basal part and a rostradorsal part which are ancestral, and partly of a dorso-caudal part, which is a new development in the Mammalia. According to him this new "Anlage", the ala temporalis, causes the caudal and the dorsal extension of the "Anlage" of the mammalian alisphenoid; so the following character may be considered primitive for the "Anlage" of the alisphenoid: the ala temporalis has extended into the caudal part of the temporal cavity, viz., between V_2 and V_3 .

According to VOIT (1909) the processus alaris has developed out of the ala temporalis, the lamina ascendens being a neomorph. WATSON (1916) considers a part of the lamina ascendens a neomorph.

As has been noted above many authors state the presence of a membrana sphenobutatoria, which is connected with the auricular capsule in some Monotremata and which occurs embryonically in some Marsupialia. According to WATSON the ossification of this membrana sphenobutatoria is subsequently connected with the "Anlage" of the alisphenoid and thus gradually shuts off the fenestra sphenoparietalis. Accordingly the following character is primitive for the "Anlage" of the alisphenoid: a large "Anlage" extending into the temporal cavity on to the auricular capsule if it is assumed that the Monotremata form an isolated group owing to their origin.

The Adult Skull.

The literature on this subject does not contain any indications about the adult alisphenoid on which its primitive characters could be based. So we can only infer them from the changes that have probably taken place in this part of the skull during the transition to the Mammalia. The primary wall of the orbit in the Reptilia has partly disappeared in the Mammalia. The cavum epiptericum has been added to the cerebral cavity and besides the latter has extended in the rostral direction and thus a new wall has arisen for the cerebral cavity. The large extension of the cerebral cavity also caused the new lateral cranial wall and the remainder of the old wall to bend sideways. The greater the extension of the cerebral cavity the greater is the ascending part of the new wall. In the primitive Mammalia this extension is probably least marked, the extension of the alisphenoid, which is one of the principal bones that constitute the medial wall of the orbit, being slight.

Hence the following character may be primitive for the alisphenoid: the alisphenoid is one of the principal bones that constitute the medial wall of the orbit; this element of the skull is, however, not markedly larger than the other elements of the skull in the above-mentioned wall of the orbit.

Owing to the enlargement of the cerebral cavity in the transverse direction, the alisphenoid grows distinctly in the upward direction so that it becomes vertical in its dorsal part; according to this the following character may be primitive for the alisphenoid: the position of the alisphenoid is rather horizontal than vertical.

Another change which has probably taken place is the fusing into one bone of various elements that constitute the medial wall of the orbit in the ancestral skull. Thus a large alisphenoid may be due to the fusing of the laterosphenoid and the epipterygoid, or of the epipterygoid and the membrana spheno-obturatoria, or of the processus basiptyergoideus with the pterygopalatine, the trabecular plate or the laterosphenoid. According to Vorr (1909) the primordial cranium of *Lepus* still exhibits vestiges of the original lateral cranial wall of the Reptilia; these little elements may also ossify and fuse with the new cerebral wall of the Mammalia and thus may form a large alisphenoid, provided that in the adult skull the cerebral cavity has a larger

surface. From these data the following primitive character of the alisphenoid may be deducted: a large alisphenoid.

On the extension lengthwise of the cerebral cavity, that is in the direction of the nasal capsule, the following primitive character can be based: the alisphenoid is not high but distinctly long. The surrounding bones among others the primitive orbitosphenoid, which extends on to the lacrymal and the primitive palatine, which is one of the principal bones that constitute the medial wall of the orbit, have prevented the extension of the alisphenoid in the rostral direction and caused the extension in the caudal direction, so that its position is now chiefly in the temporal region of the skull and but very little in the orbit.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

One of the primary causes of the modifications in the shape and size of the alisphenoid is the cerebral cavity. The extension upwards of the cerebral cavity causes an increase in height of the alisphenoid. According to GAUPP, who considers the alisphenoid homologous with the reptilian processus basipterygoideus and the trabecular plate, the alisphenoid is originally low, which opinion is shared by many authors.

KESTEVEN also holds that a high alisphenoid dates from after the origin of the Mammalia, which the "Anlage" also seems to indicate. GREGORY and NOBLE are the only authors who hold that a high alisphenoid may be ancestral. But as has been noted above under ancestral characters their statements with respect to the ancestral alisphenoid are not quite satisfactory. Another cause of a high alisphenoid may be the ossification of the membrana sphenobturatoria. According to GAUPP and WATSON the latter consists of connective tissue in the Monotremata. In the other Mammalia it has ossified. So a high alisphenoid may be due to the ossification of the membrana sphenobturatoria, which then fuses with the alisphenoid. But it can only be a neomorph character if we assume that the Monotremata are the most primitive and the earliest Mammalia and ancestral to the other Mammalia.

The expansion of the cerebral cavity in the oral direction may cause the alisphenoid to grow length-wise and extend into the orbit.

The cerebral cavity can influence the alisphenoid to such an extent that finally it becomes larger than the orbitosphenoid.

The alisphenoid of the Primates differs from the others in having a distinct bony wing. This may be due to a change in the position of the orbit or possibly to the extension of the cerebral cavity. The expansion of the latter is so large in the Primates that in some of them the alisphenoid is one of the bones that participate in the glenoid cavity of the lower jaw.

Some Mammalia have crests on the alisphenoid. These may owe their origin to the enlargement of the cerebral cavity but they may also serve for the attachment of special muscles.

In indicating the primitive characters it has been assumed that the position of the primitive alisphenoid is horizontal rather than vertical. Through the extension of the cerebral cavity in the transverse direction the dorsal part of the alisphenoid may obtain a vertical position, which change took place after the origin of the Mammalia.

The alisphenoid having a distinct position in the orbit is indicative of a marked extension of the cerebral cavity in the oral direction. This position and the high alisphenoid may also be due to the abbreviation of the skull.

CONTACT.

Ancestral Characters.

Naturally the classification of the contact forms of the alisphenoid depends on the homology that is accepted.

An undeniably ancestral contact form is the contact with the basis except in the case of the homology of the alisphenoid with the epipterygoid.

If the alisphenoid is homologous with the processus basipterygoideus, no other ancestral contact form is possible, the pterygoid lying outside the orbit.

If the alisphenoid is homologous with the epipterygoid of the Cynodontia either entirely, as stated by GREGORY and NOBLE, or partly as stated by DE BEER, the alisphenoid-frontal contact is an ancestral character as is recorded by GREGORY and NOBLE. As has been noted above under "shape, size and position" doubts may however arise as to the ancestral origin of the alisphenoid, consequently this contact is dubious. Another reason which makes this contact doubtful is the ancestral orbitosphenoid-parietal

contact, which has been mentioned above under "orbitosphenoid."

According to GREGORY and NOBLE the alisphenoid-parietal contact is also ancestral, which opinion is strengthened by KESTIVEN's statement, who considers the reptilian alisphenoid homologous with the mammalian. In *Diademodon browni* Seeley there is contact between the epipterygoid and the squamosal. So according to GREGORY and NOBLE the contact with the squamosal is ancestral. WILLISTON denies the existence of a contact between the epipterygoid of the ancestral Reptilia and the squamosal. So according to this author this contact is not an ancestral character if we assume that the alisphenoid is either partly or entirely homologous with the reptilian epipterygoid. From the literature on this subject it appears that there is no contact between the epipterygoid or the processus basiptyergoideus and the orbitosphenoid. There may be contact between the laterosphenoid and the orbitosphenoid. From the data, however, only the following inference can be drawn, owing to the lack of positive statements or clear indications: if the mammalian alisphenoid is partly homologous with the reptilian laterosphenoid the orbitosphenoid-alisphenoid contact may be ancestral. This contact is probably not ancestral if the alisphenoid is homologous with the epipterygoid or processus basiptyergoideus, as has been mentioned under "Contact of the orbitosphenoid".

Primitive Characters.

In indicating these characters both the "Anlage" and the adult alisphenoid have been studied. The following characters may be considered primitive: a wide contact with the basis; contact with the basal part of the orbitosphenoid, owing to the fact that the ala temporalis lies under the ala orbitalis; a very narrow contact between the alisphenoid and the parietal, in which it is chiefly the oral rim of the parietal which has contact with the alisphenoid. As the primitive alisphenoid is low and in the adult not markedly high the result is bound to be a narrow contact, the suture lying chiefly in the vertical direction.

If the alisphenoid is partly or entirely homologous with the epipterygoid, or if the alisphenoid has developed out of the processus basiptyergoideus, the following primitive character can be deducted: there is a alisphenoid-squamosal contact, which character is not ancestral, there being no contact between

the squamosal and the above-mentioned bones in the Reptilia.

As has been mentioned under "Contact of the palatine" the contact of the palatine and the oral rim of the alisphenoid is also primitive.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

These characters may be due to the modifications in the shape and size of the alisphenoid. The alisphenoid ascending on the caudal side of the orbitosphenoid causes: the contact between the alisphenoid and the caudal side of the orbitosphenoid; the alisphenoid ascending on the oral side of the orbitosphenoid causes: the contact between the alisphenoid and the oral side of the orbitosphenoid. This extension of the orbitosphenoid along with these two contact forms can cause: frontal-alisphenoid contact. This latter contact can occur caudal to the orbitosphenoid and cause rupture of the orbitosphenoid-parietal contact. The frontal-alisphenoid contact may date from after the origin of the Mammalia, but as has been noted above under "primitive characters", according to GREGORY and NOBLE it may also be ancestral if it occurs caudal to the orbitosphenoid. With these authors, however, we cannot quite agree; nor do we consider the primitive frontal-alisphenoid contact caudal to the orbitosphenoid possible, it having been assumed above under "orbitosphenoid" that the primitive orbitosphenoid has contact with the parietal. The frontal-alisphenoid contact may also occur oral to the orbitosphenoid and cause narrowing of the orbitosphenoid-frontal or of the palatine-frontal contact.

The above contact forms with the orbitosphenoid may also be due to reduction of the orbitosphenoid.

Owing to changes in the shape and size of the frontal the contact of the frontal with the oral and caudal side of the alisphenoid can arise.

Owing to changes of the maxilla and the alisphenoid the contact alisphenoid-maxilla may arise.

By the extension of the orbitosphenoid the contact alisphenoid-squamosal may be broken, which is also a character arisen after the origin of the Mammalia. Secondary is also the contact alisphenoid-jugal, caused by the extension of the cerebral cavity.

Marked extension upwards of the alisphenoid can cause a

widening of the alisphenoid-parietal contact or narrowing of the contact between the alisphenoid and the basis.

The extension of the alisphenoid in the oral direction can cause irregular contact with the palatine.

FORAMINA.

Ancestral Characters.

As has been noted above under "orbitosphenoid" a common foramen opticum-sphenorbitale may be an ancestral character, as it occurs in some fossil Reptilia.

Primitive Characters.

According to DE BEER (1926) the "Anlage" of the ala temporalis is located behind the processus ascendens between V_2 and V_3 , accordingly in front of V_3 . Now V_3 is the nervous branch which passes through the foramen ovale. On this datum the following primitive character can be based: the foramen ovale is located outside the alisphenoid in its primitive shape. This character may also date from after the origin of the Mammalia. One of its causes is the abbreviation of the skull and the consequent narrowing of the alisphenoid, owing to which the foramen ovale which in the Mammalia occupied a position in the alisphenoid, is now located on its rim.

The common foramen opticum-sphenorbitale may be primitive as appears from the "Anlage" of the orbitosphenoid.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

According to HECKER and GRÜNWARD (1926*b*) the appearance of foramina may be a character dating from after the origin of the Mammalia.

According to DE BEER (1926) the foramen rotundum owes its origin to a modification of the "Anlage" of the primordial cranium, so to secondary factors, which have become hereditary. So the appearance of a separate foramen rotundum may be a character dating from after the origin of the Mammalia.

Other characters are: a foramen ovale which is not located outside the alisphenoid, though owing to the secondary causes it may subsequently occupy a position on the caudal rim; and the appearance of a canalis alisphenoideus. The common fo-

ramen opticum-sphenorbitale may arise after the origin of the Mammalia owing to the reduction in size of the alisphenoid or of the orbitosphenoid and consequent joining of the two foramina. As has been noted above the common foramen opticum-sphenorbitale may also be an ancestral or a primitive character.

JUGAL.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

Ancestral characters.

The homology of the mammalian jugal is still an open question. It may be homologous with the reptilian jugal; or according to FUCHS (1910) and WORTMAN (1921) it may be homologous with the reptilian jugal and some more elements of the skull, such as the postorbital and the quadratojugal.

According to FUCHS (1910) the Mammalia and the Theromorphae have basal reduction of the zygoma, the latter being composed only of the squamosal and the jugal, and the quadratojugal not occurring regularly. In 1911 FUCHS states that the homology of the mammalian jugal with the jugal in the Theroccephalia and in the Cynodontia is very evident especially in *Didelphys*.

According to WORTMAN (1921) the zygoma in *Rhynchocyon* and in *Tupaia* is composed of the maxilla and the jugal, the quadratojugal, the postorbital and the squamosal. From these data we can conclude that the jugal of some Mammalia is composed of three elements. Besides, the presence of an os interzygomaticum is also recorded in the literature, for instance in some Primates. According to WORTMAN the separate elements of a composed jugal are ancestral; other authors ascribe a composed jugal, such as occurs in some Primates, to an unusually strongly developed jugal.

From the above data we can deduct the following ancestral character: the zygoma is composed of various elements which are located between the maxilla and the squamosal, and which do not fuse. However, the above statement about the Primates seems to indicate that this character may also date from after the origin of the Mammalia.

According to WILLISTON (1925) the reptilian jugal is distinctly wide in a vertical direction and not abbreviated lengthwise.

ACCORDING to WILLISTON this character occurs in the primitive Reptilia, including the ancestors of the Mammalia.

According to HOGBEN (1919) a narrow jugal in the Mammalia is an ancestral character; according to this author the ancestral characters of the jugal have been preserved in the recent Insectivora.

WILLISTON's and HOGBEN's statements seem to indicate that the mammalian jugal is homologous with the reptilian jugal, the jugals being identical in shape and size. These authors do not give any statements with respect to the postorbital and quadratojugal. In their descriptions of the shape and size, however, these two authors do not agree. According to WILLISTON the jugal is wide; HOGBEN on the other hand calls it narrow. In WILLISTON's figures the reptilian jugal is variable in shape and size, but on the whole it is distinctly wide, being markedly tall, without abbreviation lengthwise. Accordingly the following character may be ancestral for the mammalian jugal: the jugal is broad, being distinctly high, but not abbreviated lengthwise.

Another ancestral character to be deducted from HOGBEN's data is: the jugal extends as far as the glenoid fossa.

Another phenomenon which is also common in the Mammalia is the presence of a separate bony element forming a dorsal processus on the jugal, which like the processus on the frontal may be ancestral. WORTMAN considers this processlike bone which occurs in *Rhynchocyon* homologous with the reptilian postorbital. Accordingly the following character may also be ancestral for the mammalian jugal: a processlike bone occurs dorsal to the jugal, which does not fuse with the jugal.

In some skulls this processus and the processus on the frontal are connected, thus forming a bony bar caudal to the orbit. If the processus on the jugal, though primitive as a processus, is of ancestral origin, the above mentioned bony bar is also ancestral. WORTMAN found this in some skulls. From FUCHS's article (1909), however, it appears that an open orbit occurs in some Reptilian groups among which are the Reptilia that are ancestral to the Mammalia, viz., in some Therocephalia and in some Cynodontia, which seems to indicate that an open orbit is an ancestral character. FUCHS assigns the appearance of the above-mentioned bony bar to the special influences in higher developed forms such as the Ungulata, the Prosimiæ and the Primates, from which might be inferred that this character

may also date from after the origin of the Mammalia. Accordingly the characters of this region of the skull can only be classified by studying every form of skull separately. The ancestral origin of this bony bar can only be stated with any certainty if the skulls investigated indicate a composed jugal ontogenetically, which is connected with the frontal.

It is also possible that in the ancestors the postorbital and quadratojugal fuse with the jugal. In this case the mammalian jugal may be homologous with a reptilian jugal, which has originated from two or more elements of the skull.

Primitive Characters.

According to HOGBEN (1919) the mammalian jugal is subject to narrowing. With this the author indicates its marked height in the primitive condition, the jugal being unabbreviated lengthwise. From this datum we can conclude that a broad jugal is a primitive character. WILLISTON, on the other hand, indicates a broad ancestral jugal.

As is shown by HOGBEN the maxilla and the squamosal have gradually usurped the place of the jugal during the further differentiation of the Mammalia. From these secondary modifications the following primitive characters can be deducted: the jugal is not abbreviated either orally by the processus zygomaticus of the maxilla, nor caudally by the processus zygomaticus of the squamosal.

According to WEBER (1927) the orbit in the primitive Mammalia is connected with the temporal cavity by a wide passage, an opinion also held by FUCHS (1911). According to these data the following character may be primitive for the Mammalia: an open orbit, though it may be an ancestral character too as has been mentioned under the ancestral characters. From the changes that have taken place in the jugal during the transition from the reptilian to the mammalian skull the following primitive character might be inferred: a broad and strong jugal, due to the fusing of the jugal and the postorbital and the quadratojugal of the Reptilia. Fusing of these bones may also cause a processus.

If the postorbital and quadratojugal are separate bones in the ancestral skull of the Mammalia, it may be supposed that they either disappear or fuse with the jugal in the primitive shape.

The same may be supposed for the lacrymal of the Reptilia, if this is not homologous with the lacrymal of the Mammalia.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

According to BÜTSCHLI (1910) there is a close relation between the solidity of the mammalian jugal and the width of the zygoma on the one hand and the development of the masticatory muscles on the other. This author holds that special circumstances may cause the jugal to disappear in the Mammalia. Many of the causes that have been at work here, such as in the Insectivora, have not been brought to light yet.

According to HOGBEN (1919) the mammalian jugal exhibits a growing tendency to dwindle, its height diminishing in relation to its length. According to this author the maxilla and the squamosal have gradually usurped the place of the jugal which reduction is most marked in the skull of *Elephas*. In geologically younger forms the maxilla develops a marked processus zygomaticus which causes reduction of the jugal orally. Independently of this the processus zygomaticus of the squamosal has extended in the oral direction and caused the reduction of the jugal caudally. According to HOGBEN this reduction causes the abbreviation of the jugal lengthwise.

It is practically impossible to conclude from these data what may have been the further development of the jugal in the Mammalia. Unusually strongly developed masticatory muscles or the abbreviation of the skull may cause a broad jugal. The extension of the nasal capsule in the caudal direction may cause the jugal to become narrow in the longitudinal direction. Due to the medial part of the skull which becomes distinctly long, the jugal can become long and narrow in the dorsoventral direction.

If, as indicated by HOGBEN, there is a gradual reduction of the jugal lengthwise, one of the characters dating from after the origin of the Mammalia may be: the jugal is abbreviated orally by a marked processus of the maxilla, and caudally by a marked processus zygomaticus of the squamosal.

The size of these two processes being such that they approach each other closely, the jugal is reduced to such an extent that it becomes a small-sized bone; if there is contact between the

maxilla and the squamosal the jugal is a little bone located basally to the processes zygomaticus of the maxilla and that of the squamosal and it is excluded from the zygoma dorsally.

Absence of the jugal is another character dating from after the origin of the Mammalia. It occurs in the Monotremata but it is doubtful if here it indicates an ancestral character, as its absence may have been preserved as such in the Monotremata but not in the other Mammalia having other ancestors. HOBGEN dates this character from after the origin of the Mammalia. The processus zygomaticus of the maxilla and that of the squamosal may approach each other so closely that the jugal is excluded from the zygoma. A similar condition may prevail in *Chrysochloris*. WEBER (1928) assigns the absence of the jugal to special physiological causes, which causes might primarily be traced in the Insectivora, many skull forms of which show an absence of the jugal. Modifications in the function or loss of the jugal may here be due to their special mode of life underground and constant digging.

Another character dating from after the origin of the Mammalia, due to the rostral extension of the squamosal is: the jugal is excluded from the glenoid cavity.

Processes dorsal and ventral on the jugal may be due to the abbreviation of the skull or unusually strongly developed masticatory muscles. Special influences may bring the processus dorsal to the jugal into contact with a processus of the frontal and thus cause a bony bar caudal to the orbit. This bony bar may be due to the abbreviation of the skull or shifting of the orbit. As has been noted above under the ancestral characters it may also be of ancestral origin; on the other hand as a processus of the jugal it may also be primitive or secondary. This character to be dated must be traced to its origin in every skull form separately.

Changes in the jugal that occur only in certain species may be due to the masticatory muscles. An outcome of this may be a zygoma standing out from the skull.

Some skulls exhibit a dish-shaped widening. This condition prevails in the Carnivora pinnipedia, and may be due to flattening of the skull. In other cases it may be due to the abbreviation of the skull. An example of the latter case is afforded by the Carnivora fissipedia.

CONTACT.

Ancestral Characters.

According to WILLISTON (1925) the jugal in the Reptilia, including the ancestors of the Mammalia, is connected with the lacrymal and the maxilla, caudally with the squamosal and the quadrato-jugal and dorsally with the postorbital. Besides, this author mentions contact of the postorbital with the postfrontal, the squamosal and sometimes with the parietal; and contact of the quadrato-jugal with the squamosal and the quadratum and occasionally with the postorbital.

According to HOGBEN (1919) an ancestral character of the mammalian jugal is an extension as far as the glenoid cavity, accordingly as far as the squamosal.

From the above data the following ancestral contact forms may be deducted: the jugal-lacrymal contact, provided the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal; the jugal-maxilla contact, and the jugal-squamosal contact.

The jugal-postorbital contact may be ancestral. This contact is ancestral if there is a bony bar composed of separate elements caudal to the orbit, one of these elements being the postorbital, the latter bone having contact with the frontal in the Reptilia.

If the postorbital fuses with the frontal in the ancestors, the frontal-jugal contact is an ancestral character.

If the postfrontal is one of the component bones of the postorbital bar, the contact with the parietal may also be of ancestral origin. In the Reptilia there is postorbital-parietal contact, if the postfrontal is absent. Consequently the same contact may arise if the postorbital has ancestrally fused with the jugal, the postfrontal being absent.

Primitive Characters.

These characters can only be inferred from the changes that have probably taken place in this part of the reptilian skull during the transition to the mammalian. If we may assume that in the ancestors of the Mammalia or in the primitive Mammalia there is an open connection between the orbit and the temporal cavity of the skull there cannot be contact of the jugal-frontal by means of a bony bar as a primitive character. Then the only primitive contact may be the lacrymal-jugal contact, provided the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-

frontal and the mammalian jugal has usurped the place of the reptilian lacrymal or has fused with the lacrymal.

As has been mentioned under "Contact of the maxilla" it is also possible that a primitive maxilla has an apophysis, which makes the lacrymal-jugal contact impossible. This character is then a primitive character.

If we can suppose the primitive jugal in the Mammalia to have developed out of some elements of the reptilian skull though in the mammalian skull this is no longer visible and if a bony bar caudal to the orbit, which has the appearance of being one single bone but which has been formed by fusing of the postorbital or the postfrontal may also be supposed to be a primitive character, the following primitive contact form may occur: the jugal-frontal contact, or under similar conditions: the jugal-parietal contact. Both contacts may also primitively arise if the postfrontal or postorbital have disappeared and the frontal has usurped the place of these bones. The two contacts, however, also occurring as characters which have developed after the origin of the Mammalia, they have to be traced to their origin in every skull form separately before they can be classified.

Characters which arose after the Origin of the Mammalia.

The characters dating from after the origin of the Mammalia are as a rule not caused by the jugal but by the surrounding bones, foremost among which is the maxilla. Owing to the latter the contact with the lacrymal may be broken. As has been mentioned under "Contact of the maxilla" it may be supposed, that this character is primitive. Extension of the maxilla may cause reduction of the jugal to such an extent that it has contact with the maxilla only basally to the processus zygomaticus of the maxilla.

Enlargement of the cerebral cavity owing to the shifting of the orbit and other influences may cause a bony bar, which shuts off the orbit caudally, and consequent frontal-jugal contact.

Another outcome of this enlargement is jugal-parietal contact.

The caudal enlargement of the cerebral cavity or an altered position of the orbit may further cause: jugal-alisphenoid contact.

In skulls in which the zygoma is not fully developed a jugal may occur but it is not connected with the squamosal. Absence of the zygoma probably being a secondary mammalian character,

absence of the contact with the squamosal must also date from after the origin of the Mammalia. Similar conditions may also cause rupture of the maxilla-jugal contact.

Finally two more contact forms must be mentioned here: contact of the jugal with the frontal oral or caudal to the lacrymal, and contact between the jugal and the osinterzygomaticum both caused by changes in the jugal.

FORAMINA.

One foramen may occur in the jugal, the foramen malare,, which according to WORTMAN (1921) is homologous with one of the foramina of the temporal region in the Reptilia. If this foramen is surrounded by separate bones these bones may be homologous with the postorbital and the jugal and then the foramen malare is ancestral. If there is a primitive fusing of these separate bones into the jugal the foramen malare lying in the jugal is a primitive character. However, the appearance of a foramen in the jugal may also be of secondary origin, owing to a distinct widening of the jugal, unattended by abbreviation in longitudinal direction.

The characters which have been mentioned in this introduction could only be found by studying the orbit in a great number of skulls of Mammalia. In studying my material, it appeared that the orbit varies much in one special order, even sometimes in one species. I could not add the result of these many data I obtained in the orbits in the different orders of the Mammalia. Therefore only the Insectivora are worked out here in harmony with my introduction. The number of skulls necessary for the exact study of the orbit part of the skull of different orders of the Mammalia and for this Part I is enormous because the characters are so varying. The number of species studied in the Insectivora is even low in comparison with that of many other groups which contain more species and a larger variety within the species.

The skulls I examined belong to the "Rijksmuseum van Natuurlijke Historie" at Leiden and to the British Museum (Natural History) in London. I desire to express my thanks to all who have helped me in these Museums. I gratefully remember the advantages which the late Prof. Dr. E. D. VAN OORT accorded to me at the Leiden Museum. I am greatly indebted to the authorities of the British Museum for the privileges I received there so often and I especially wish to express my sincere thanks

to Mr. M. A. C. HINTON, F. Z. S., for all he did for me. I also want to express my thanks to Dr. C. J. VAN DER KLAUW, Lecturer at the University at Leiden, for his invaluable assistance and criticism during the time that I have been engaged to this work and to Prof. Dr. H. BOSCHMA for his encouragement.

PART II.

INSECTIVORA.

Skulls were investigated of the following groups and species:

Family Tupaiidae

<i>Tupaia</i> inae	<i>Tupaia belangeri yunalis</i> Thomas
<i>Dendrogale frenata</i> Gray	<i>Tupaia dissimilis</i> Ellis
<i>Tupaia ferruginea</i> Raffl.	<i>Tana tana utara</i> Lyon
<i>Tupaia ferruginea pulonis</i> Miller	<i>Urogale cylindrura</i> Mearns
<i>Tupaia ferruginea raviana</i> Lyon	
<i>Tupaia glis glis</i> Diard	Ptilocercinae
<i>Tupaia lacernata longicauda</i>	<i>Ptilocercus lowii</i> Gray
Kloss	

Family Macroscelididae

Macroscelidinae	<i>Nasilio brachyrhynchus</i> A. Smith
<i>Macroscelides brachyurus</i> Ogilby	
<i>Macroscelides melanotis</i> Ogilby	Rhynchocyoninae
<i>Elephantulus ocularis</i> Kershaw	<i>Rhynchocyon petersi</i> Bocage
<i>Elephantulus somalicus</i> Thomas	<i>Rhynchocyon claudi</i> Thomas &
<i>Elephantulus dundasi</i> Dollman	Wroughton
<i>Petrodromus venustus</i> Thomas	<i>Rhynchocyon cirnei</i> Peters
<i>Petrodromus schwanni</i> Thomas	
& Wroughton	

Family Centetidae

Centetinae	Oryzorictinae
<i>Centetes ecaudatus</i> Schreb.	<i>Geogale aurita</i> M. Edw. et Grand.
<i>Ericulus setosus</i> Schreb.	<i>Limnogale mergulus</i> Maj.
<i>Ericulus nigrescens</i> Is. Geoffr.	<i>Microgale cowani</i> Thomas
<i>Ericulus setosus melantho</i> Thomas	<i>Nesogale dobsoni</i> Thomas
<i>Hemicentetes nigriceps</i> Günther	<i>Oryzorictes tetradactylus</i> M. Edw.
<i>Hemicentetes semispinosus</i> Cuv.	et Grand.
<i>Echinops telfairi</i> Martin	Potamogalinae.
	<i>Potamogale velox</i> Du Chaillu

Family Solenodontidae

Solenodon cubanus Peters

Family Chrysochloridae

Bemataiscus trevelyani Günther *Chrysochloris duthicae* L.
Chrysochloris amblysomus L. *Chrysochloris asiatica* L.

Family Erinaceidae

Erinaceinae *Aethechinis algiris caniculus* Tho-
Erinaceus europaeus L. mas
Erinaceus europaeus hispanicus O. *Paraechinus blandfordi* Barrett-
Thomas Hamilton
Erinaceus europaeus italicus Gymnurinae
Barrett-Hamilton *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig.
Erinaceus europaeus concolor *Gymnura rafflesii alba* Giebel
Martin *Hylomys suillus siamensis* Edw.
Erinaceus roumanicus Barrett- Kloss
Hamilton *Neotetracus sinensis* Trouessart

Family Soricidae

Soricinae Crocidurinae
Sorex araneus castaneus Jenyns *Crocidura dei-nezumi* Temm.
Sorex araneus L. (nec Schreb.) *Crocidura thomasi* Sowerby.
Sorex asper Thomas *Crocidura villosus* Robinson
Soriculus caudatus Hodgs. *Anourosorex squamipes* Edw.
Soriculus nigrescens Gray Kloss
Neomys anomalus Cabrera *Amblysomys chrysillus* Thomas
Notisorex crawfordi Baird *Nectogale sikkimensis* De Winton
Cryptotis meridensis Thomas *Chimarrogale himalaica* Gray
Blarina carolinensis Boehm *Chimarrogale styani* Gray
Blarina talpoides Gapper

Family Talpidae

Talpinae Desmaninae
Talpa europaea L. *Desmana pyrenaica* E. Geoffroy
Talpa micrura Hodgs. *Urotrichus talpoides* Temm.
Mogera wogera Temm. *Urotrichus talpoides londonis*
Mogera wogera kanai Thomas Thomas
Scapanus townsendi Boehm *Condylura cristata* L.
Scalops spec.

LACRYMAL.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

1. A large ¹⁾ extension of the pars facialis of the lacrymal is present in the Tupaiinae, Rhynchocyoninae (fig. 1) and Centetinae. In the Centetinae (fig. 3) there is no distinct boundary between the pars facialis and the pars orbitalis, but the lacrymal

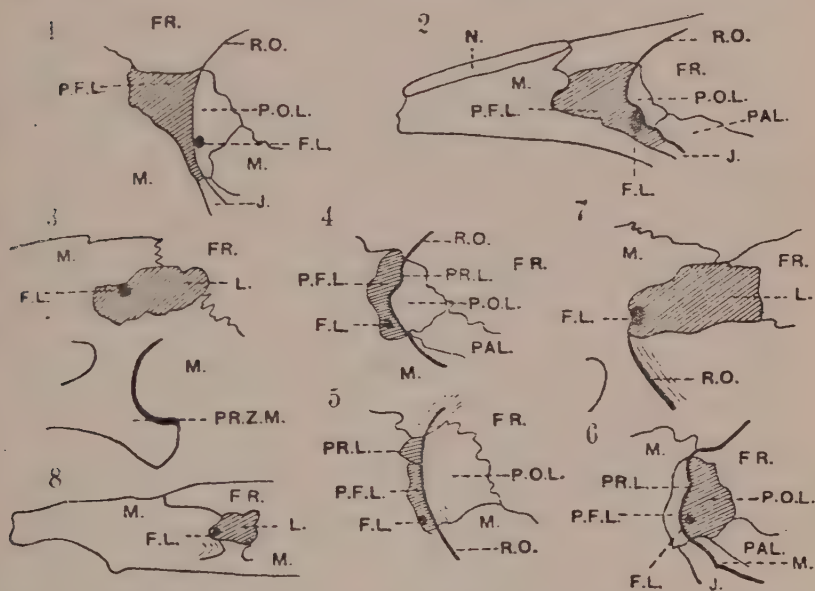


Fig. 1. *Rhynchocyon claudi* Thomas & Wroughton, nat. size. Fig. 2. *Tana tana utara* Lyon, nat. size. Fig. 3. *Centetes ecaudatus* Schreb., nat. size. Fig. 4. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 5. *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, $\times 2$. Fig. 6. *Macroscelides brachyurus* Ogilby, $\times 2$. Fig. 7. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 2$.

Fig. 8. *Talpa europaea* L., $\times 3$. In fig. 1 instead of right m. read pal.

has its largest extension upon the facial part of the skull. Among the Tupaiinae there is an extremely large extension of the lacrymal in *Urogale cylindrura* Mearns and in *Tana tana utara* Lyon (fig. 2).

¹⁾ In describing the elements of the orbitotemporal region, the words large and small are taken in comparison with the other dimensions of the orbit.

II. A slight ¹⁾ extension of the pars facialis of the lacrymal is present in the Ptilocercinae (fig. 4), Macroscelidinae, Solenodontidae and Erinaceidae (fig. 5). In the first two groups the extension of the pars facialis of the lacrymal is only a small rim upon the face. The Erinaceidae have hardly any extension of the pars facialis. If not absent the lacrymal has but a slight extension of the pars facialis in the Chrysochloridae and in the Talpidae.

III. A large extension of the pars orbitalis of the lacrymal is present in the Tupaiidae, Macroscelididae (fig. 6) and Solenodontidae. In the Solenodontidae (fig. 7) there is no distinct boundary between the pars facialis and the pars orbitalis of the lacrymal, but the lacrymal has its largest extension in the orbit. In the Erinaceidae the orbital extension of the lacrymal is distinct but not large in proportion to the dimensions of the skull.

IV. A small extension of the pars orbitalis of the lacrymal is present in the Centetinae. If there is a lacrymal present in the Chrysochloridae and in the Talpidae, the extension of the pars orbitalis of this lacrymal is small. As has already been mentioned under III, the pars orbitalis of the lacrymal is distinct in the Erinaceidae, in proportion to the dimensions of the skull, however, this extension is small.

V. The lacrymal is a small bone. If present in the Chrysochloridae and Talpidae (fig. 8) the lacrymal is a small bone.

VI. The lacrymal is absent in the Potamogalinae, and in most skulls of the Chrysochloridae and Talpidae. Neither did I find a lacrymal in the Oryzorictinae, nor in the Soricidae. The question whether in these two groups the lacrymal has disappeared or has never been present has not yet been solved.

VII. The lacrymal possesses one or more processes. Present in the Tupaiinae (fig. 9-12), where two processes often occur. A processus, though not a distinct one, appears in the Ptilocercinae (fig. 4), Macroscelidinae (fig. 6) and Gymnurinae. In the Erinaccinae (fig. 5) there is sometimes a small processus, sometimes a fair-sized one. The latter I found in *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton.

¹⁾ Note on the preceding page.

VIII. The lacrymal possesses a sharp edge, which separates the facial from the orbital part of the lacrymal. Present in the Tupaiidae, Macroscelididae and Gymnurinae.

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position. As appears from the introduction a large extension of the pars facialis of the lacrymal may be an ancestral or a primitive character, but it may also date from after the origin of the Mammalia. In the Tupaiinae and Rhynchocyoninae this character is probably ancestral as all bones surrounding the lacrymal in these sub-families exhibit ancestral characters. It is not easy to date the facial extension of the lacrymal in the Centetinae. There is a distinct extension of the oral part of the skull in this sub-family, which may have caused the extension of the lacrymal, in which case the character dates from after the origin of the Mammalia.

A large extension of the pars orbitalis of the lacrymal can be qualified as ancestral, primitive or secondary mammalian according to the point of view we take with respect to the homology of the lacrymal. But the same applies to a small extension of the pars orbitalis of the lacrymal.

In forms like the Tupaiidae and the Macroscelididae a large orbital extension of the lacrymal is probably an ancestral or a primitive character, as in other respects too they exhibit ancestral or primitive characters, such as lacrymal-palatine and lacrymal-jugal contact, and a slight extension of the maxilla caudally in the rostral wall of the orbit. In the Solenodontidae and the Erinaceidae difficulties arise in the dating of this character. In these skulls the contact of the lacrymal with the palatine and with the jugal (provided the jugal is present) is absent; on the other hand there is a marked extension of the maxilla in the oral wall of the orbit. So in these groups the surrounding bones do not exhibit ancestral characters, accordingly the lacrymal probably has its primitive or its secondary mammalian shape. The orbital extension of the Solenodontidae may be due to the marked extension of the orbito-temporal region of these skulls lengthwise, in which case it would be a secondary mammalian character.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

As has been noted above under "ancestral characters" a large facial and both a large and a small orbital extension of the lacrymal can be qualified as an ancestral, a primitive or a secondary

mammalian character according to the point of view we take with respect to the homology of the lacrymal. In the Erinaceidae the characters of the lacrymal seem to indicate that its distinct orbital extension is primitive; as has been noted under A this extension of the lacrymal may also be a secondary mammalian character.

C. Characters of Shape, Size and Position which arose after the origin of the Mammalia.

A slight facial extension of the lacrymal dating from after the origin of the Mammalia may be due to the maxilla extending in the dorsal direction and usurping the place of the lacrymal. A similar condition prevails in some Insectivora, such as the *Psilodercinae* and the *Macroscelidinae*, sub-families which in other respects exhibit marked ancestral characters.

As has been noted above under A the large facial extension of the lacrymal of the *Centetinae* probably dates from after the origin of the Mammalia; the same applies to the large orbital extension of the lacrymal in the *Solenodontidae*. According to A the latter extension may also be primitive.

Another character which arose after the origin of the Mammalia is a markedly small-sized lacrymal, due to various secondary influences, such as occurs in the *Chrysochloridae* and the *Talpidae* if there is a lacrymal present. The reduction of the lacrymal may be caused by the marked extension of the maxilla in the oral part of the wall of the orbit. Flattening of the oral part of the skull may be due to a digging mode of life which impeded the development of the orbit and consequently influenced the lacrymal. To the latter cause may be due loss of the lacrymal in the *Chrysochloridae*, *Talpidae*, *Soricidae* and *Oryzoricinae*. In the *Potamogalinae* the lacrymal is also absent. In the latter sub-family the cause may be a large-sized infraorbital foramen, which arises close to the edge of the orbit.

Another character which arose after the origin of the Mammalia is the appearance of one or more apophyses on the lacrymal and a marked rim along the edge of the orbit. These characters occur in various forms such as the *Tupaïidae* which for the most part exhibit ancestral characters in the shape and size of the lacrymal, and the *Erinaceidae* in which the shape of the lacrymal indicates primitive or secondary mammalian characters. The presence of similar characters of the lacrymal in group

in which the lacrymal exhibits no other secondary characters testifies to the diversity of the characters of the shape and size of the lacrymal.

Summary of the literature consulted.

In his chapter on the Insectivora PARKER (1885) gives a minute description of *Tupaia*, *Rhynchocyon*, *Centetes ecaudatus* Schreb., *Microgale cowani* Thomas, of the development of *Erinaceus*, *Sorex* and of *Talpa*. This author's statements as to the lacrymal of these skulls are in harmony with the results of my investigations.

CARLSSON (1909) investigated *Macroscelides*, *Petrodromus* and *Rhynchocyon petersi* Bocage. Her statements as to these skulls are in harmony with my investigations.

According to BROOM (1916) the Chrysochloridae have a small lacrymal, which is contrary to my experience: in all the skulls I investigated I could only state absence of the lacrymal.

GREGORY's (1920) article contains remarks on the following Insectivora: *Tupaia*, *Ptilocercus*, *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Centetes ecaudatus* Schreb., *Hemicentetes nigriceps* Günther, *Microgale cowani* Thomas, *Potamogale velox* Du Chaillu, *Solenodon cubanus* Peters, *Erinaceus*, *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., *Sorex* and *Talpa*.

On the whole GREGORY's statements are in harmony with the results of my investigations except with regard to *Potamogale* and *Sorex*, where he records presence of the lacrymal and I can only state absence.

My views as to the characters of the shape, size and position of the mammalian lacrymal are especially supported by GREGORY's remarks on the lacrymal of *Solenodon* and *Centetes*. According to this author the large-sized lacrymal of *Solenodon* is due to fusing of the lacrymal with the surrounding elements, hence a condition which arose after the origin of the Mammalia. Though GREGORY has compared a larger number of skulls than other authors, the results of his investigations are insufficient for a classification of the characters as I suggested in my introduction. Such a classification requires a wider knowledge of a far larger number of skulls, the Insectivora exhibiting great diversity in the composition of the orbitotemporal region.

The article of WORTMAN (1921) contains remarks on the following Insectivora: *Tupaia*, *Macroscelides*, *Elephantulus*, *Petro-*

dromus tetradactylus Pet., *Nasilio*, *Rhynchocyon petersi* Bocage, *Centetes*, *Hemicentetes*, *Ericulus*, *Microgale*, *Erinaceus*, *Gymnura* and *Hylomys*. His article contains some detached remarks on the shape and size of the lacrymal, which on the whole are in harmony with the results of my investigations.

WORTMAN deals more in detail with the skulls of *Rhynchocyon petersi* Bocage and of *Tupaia*. In these skulls this author records a separate bone beside the lacrymal, which I could not find in *Tupaia* and in *Rhynchocyon*.

The statements of WEBER (1928) as to the lacrymal in the Insectivora are in harmony with the results of my investigation.

CONTACT.

I. The lacrymal-frontal contact is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 9).

II. The lacrymal-palatine contact is present in the Tupaiidae (fig. 10) and Macroscelididae.

III. The lacrymal-jugal contact is present in the Tupaiinae (fig. 11) and Macroscelididae.

IV. The lacrymal-maxilla contact is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 16).

V. The contact of the rostral part of the lacrymal with the maxilla is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 12).

VI. The contact of the lacrymal with the nasal is broken because the maxilla has contact with the frontal oral to the lacrymal. This is the case in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 13).

VII. The contact of the caudal part of the lacrymal with the maxilla occurs in all the Insectivora, which possess a lacrymal. In the Tupaiidae (fig. 14), Macroscelididae and some of the Talpidae only a slight contact is present.

VIII. The contact of the lacrymal with the palatine is broken, because the maxilla has contact with the frontal caudal to the lacrymal. This is present in the Centetinae (fig. 15), Solenodontidae and Erinaccidae (fig. 16); also in the Chrysochloridae and in some of the Talpidae provided there is a lacrymal and no lacrymal-orbitosphenoid contact.

IX. Contact of the caudal side of the lacrymal with the orbit is present in the Tupaiidae, Macroscelididae, Centetinae (fig. 15), Solenodontidae (fig. 13) and Erinaceidae. Also present in the Chrysochloridae and Talpidae, if these skulls possess a lacrymal.

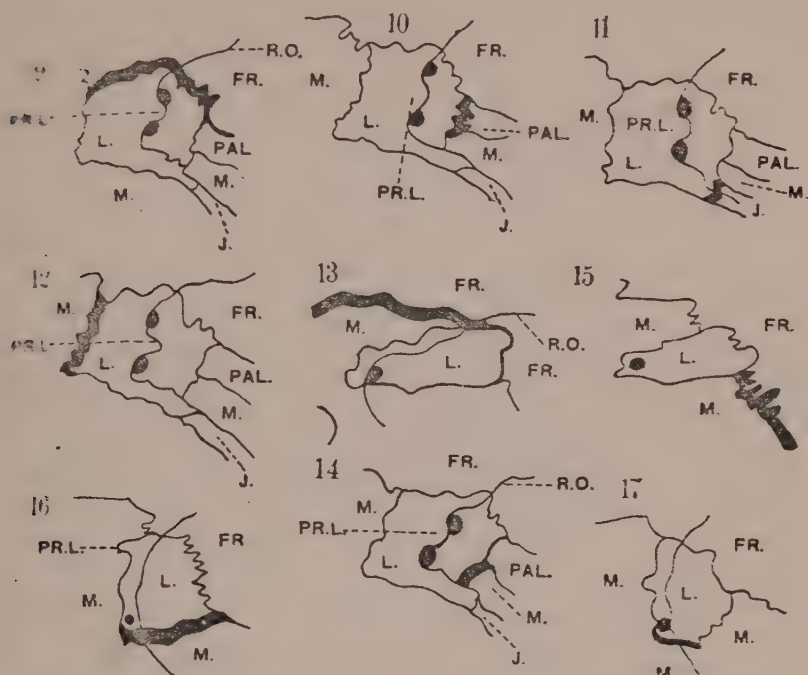


Fig. 9, 10, 11, and 12. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 13. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 2$. Fig. 14. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 15. *Centetes ecaudatus* Schreb., nat. size. Fig. 16. *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, $\times 2$. Fig. 17. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$.

X. The lacrymal-jugal contact is broken. This character is present in the Ptilocercinae, Chrysochloridae, Erinaceidae (fig. 16 and 17) and Talpidae. In the Centetidae, Solenodontidae and Soricidae, where there is no jugal present, it is impossible to call the above mentioned contact broken, there could, however, be no lacrymal-jugal contact in these forms owing to the extension of the maxilla.

XI. The lacrymal-orbitosphenoid contact is present in some skulls of the Soricidae and Talpidae (fig. 78). When present in these skulls, this contact is but narrow.

A. Ancestral characters of contact.

Such characters occur in all the Insectivora that have a lacrymal. The lacrymal-palatine contact is an ancestral character according to the two homologies. The lacrymal-maxilla contact occurs in all the Insectivora, indeed in all the Mammalia that have a lacrymal and accordingly it is not typical of the lacrymal of the Insectivora. According to the introduction the lacrymal-maxilla contact is ancestral if the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia. If the lacrymal of the Mammalia is homologous with the prae-frontal of the Reptilia, this contact probably is primitive, if the Cynodontia are not the ancestors of the Mammalia. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-frontal and the mammalian frontal with the reptilian frontal or if the prae-frontal in the ancestors has been fused with the frontal and if the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia, another ancestral character is the lacrymal-frontal contact. This contact being a general feature in the Mammalia it is not typical of the Insectivora. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal the lacrymal-jugal contact is ancestral. Accordingly the presence of this contact in the Tupaiinae and in the Macroscelididae may be an ancestral character. There is no lacrymal-nasal contact in the Insectivora. If the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia, the absence of this contact may be ancestral. The absence of this contact may, however, also be secondary when it is broken by the extension of the maxilla in dorsal direction.

B. Primitive characters of contact.

Here again it depends on one's point of view with respect to the homology of the mammalian lacrymal whether a character can be qualified as primitive or not. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal, the lacrymal-frontal contact is primitive, if there is primitive loss of the prae-frontal or fusing of this bone with the frontal. All the Mammalia in which there occurs a lacrymal, however, exhibiting this contact, it is not characteristic of the Insectivora. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-frontal the lacrymal-jugal contact is primitive, if there is loss of the lacrymal or fusing of this bone with the jugal. In that case the lacrymal-jugal

contact, which occurs in the Tupaiinae and in the Macroscelididæ is primitive. As has been mentioned in the introduction the absence of lacrymal-jugal contact may also be primitive, but this is probably not the case in the Insectivora. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prefrontal the lacrymal-maxilla contact is primitive, if there is loss of the reptilian lacrymal or fusing of the latter bone with the prefrontal and if we assume the Cynodontia to be the ancestors of the Mammalia. If we assume a primitive orbitosphenoid to extend on to the lacrymal, the lacrymal-orbitosphenoid contact is primitive.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

Contact between the maxilla and both the oral and the caudal side of the lacrymal is a secondary mammalian character. The former of these two contacts occurs in all the Insectivora which possess a lacrymal and is apparently due to the maxilla developing an apophysis dorsally.

Contact of the maxilla with the caudal side of the lacrymal occurs in all the families that have a lacrymal, but in some groups such as the Tupaiinae, Macroscelididæ and some of the Talpidæ it is very narrow. In the former two groups the contact of the maxilla with the frontal caudal to the lacrymal is absent, though it occurs in all the other Insectivora in which a lacrymal is present.

Another secondary mammalian character is the rupture of the lacrymal-jugal contact by the maxilla basal to the lacrymal; the broken lacrymal-jugal contact may also be primitive, as has been mentioned under B. This rupture is probably due to the maxilla developing an apophysis caudally between the lacrymal and the jugal. Similar conditions prevail in the Ptilocercinae, Chrysochloridae and Erinaceidæ, as well as in the Talpidæ, provided there is a lacrymal present. In the Centetinae, Oryzorictinae, Potamogalinae and Solenodontidae the jugal is absent and in the Potamogalinae and Oryzorictinae also the lacrymal, but similarly to the groups mentioned before the maxilla has extended and developed an apophysis in the caudal direction.

Other secondary mammalian characters are: rupture of the lacrymal-nasal contact oral to the lacrymal and of the lacrymal-palatine contact caudal to the lacrymal, both caused by a large extension of the maxilla.

Summary of the literature consulted.

In my study of the various contacts of the lacrymal I consulted the following authors.

The skulls, investigated by GREGORY (1920), have been mentioned above under "shape, size and position of the lacrymal". On the whole, however, his article contains only detached remarks on contact, such as on the lacrymal of *Erinaceus* in which it has no contact with the jugal and is separated from the nasalia by a wide frontal-maxilla contact. This author makes detached remarks on *Centetes* and *Talpa*.

WORTMAN (1921) has also been mentioned in the chapter dealing with the shape, size and position of the lacrymal. His remarks on the contact-forms of the lacrymal are in harmony with the results of my investigations with the exception of those on *Rhynchocyon petersi* Bocage and *Tupaia*, in which this author found a compound lacrymal, the basal part of which has little or no narrow contact with the frontal.

WEBER (1928) has also been mentioned above under "shape, size and position". His statements as to the contact-form of the lacrymal are on the whole in harmony with my investigations. According to this author, however, the jugal in all the Insectivora extends from the lacrymal on to the squamosal, whence it might be concluded that the lacrymal-jugal contact is a general character in the Insectivora which is at variance with the results of my investigations.

FORAMINA.

I. The pars orbitalis of the lacrymal is perforated by one lacrymal foramen. This is present in the Macroscelididæ (fig. 6) and Gymnurinae (fig. 1).

II. The pars facialis of the lacrymal is perforated by one lacrymal foramen. This is present in most of the Tupaiidae (fig. 2 and fig. 4), in the Chrysochloridae and Erinaceinae (fig. 5). In the Centetinae the lacrymal is a smooth bone, showing no boundary between the pars facialis and the pars orbitalis. The lacrymal foramen in these skulls, however, perforates the facial part of the skull. A similar disboundary occurs in the Solenodontidæ. The lacrymal foramen can have the appearance of lying either on the facial (see fig. 7) or on the orbital part (see fig. 13) of the lacrymal. In the Oryzorictinae, Soricidæ

and often in the *Talpidae* I could not find a lacrymal, but the lacrymal foramen perforates the facial part of the skull.

III. The lacrymal is perforated by two lacrymal foramina. This is present in some *Tupaia*inae (see fig. 9-12, 14), in which the foramina lie either both on the pars facialis or both on the pars orbitalis or one on the pars facialis and the other on the pars orbitalis or finally, what seems more general, one or both lie upon the rim of the orbit.

IV. There is no lacrymal foramen. This is present in the *Potamogalinae*, sometimes in the *Soricidae* and *Talpidae*. A lacrymal is often absent in these groups.

A. Ancestral characters of the foramina.

The presence of a lacrymal foramen in the pars facialis of the face can be ancestral or secondary mammalian; accordingly the point to be settled is the nature of this character in the Insectivora. A similar foramen occurs among others in the *Tupaia*inae in which the lacrymal exhibits ancestral characters and in the *Erinaceidae* in which the lacrymal either has a primitive shape or is modified after the origin of the Mammalia and also in the *Solenodontidae*, in which the lacrymal is modified after the origin of the Mammalia.

The fact that this foramen occurs in various groups which exhibit ancestral characters seems to indicate that this character is ancestral. In the introduction the question has been discussed whether the presence of two lacrymal foramina on the pars facialis can be ancestral or primitive. In some skulls of the *Tupaia*inae similar foramina occur, which seems an ancestral character, the lacrymal in these skulls exhibiting ancestral characters also in other respects.

B. Primitive characters of the foramina.

The presence of a lacrymal foramen in the orbit is a primitive character. It is a curious fact that it also occurs in the *Macroscelididae*, which in other respects exhibit ancestral characters in the lacrymal. As has been noted above under A the presence of two foramina in the face is probably an ancestral or a primitive character; I found this character in some skulls of the *Tupaia*inae, where it is probably an ancestral character.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

Absence of the lacrymal foramen is a mammalian character; it is, however, of rare occurrence. In the Potamogalinae the lacrymal and the lacrymal foramen are absent, which may be due to the large-sized infraorbital foramen which is separated from the orbit only by a narrow bridge. In some Soricidae and Talpidae the lacrymal is also absent. Under "shape, size, and position of the lacrymal" of the Insectivora we have seen that the digging mode of life has flattened the oral part of the skull in these families and reduced the orbit. This may also have caused loss of the lacrymal foramen in some forms of these families. As already mentioned under A the presence of the lacrymal foramen upon the facial part of the lacrymal may be a character arisen after the origin of the Mammalia; but probably this is not the case in the Insectivora.

Summary of literature consulted.

For my study of the foramina I consulted the articles by CARLSSON (1909), GREGORY (1920), WORTMAN (1921) and WILBER (1928). Their statements are in harmony with the results of my investigations.

PALATINE.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. The palatine is not a vertical bony plate, but its dorsal rim is bent inwards. This character is present in the Tupaiidae, Oryzorictinae, in most of the Solenodontidae and Chrysochloridae and in the Erinaceidae. In the Tupaiidae the whole dorsal rim of the palatine is bent inwards. In the Solenodontidae, Oryzorictinae, Chrysochloridae and Erinaceidae only the caudal part of the palatine is bent inwards. As a rule the above mentioned character is various and not easy to be traced in the different skulls.

II. The plane of the entire palatine extends vertically in the wall of the orbit. This character is present in the Rhynchocyoninae and in some skulls of the Macroscelidinae. The caudal part of the palatine extends vertically in the Centetinae, Potamogalinae, Soricidae and Desmaninae.

III. The palatine is bent outwards, is inflated, etc. The palatine of the Talpidae is inflated, but only slightly. In many insectivora the oral part of the palatine is bent outwards.

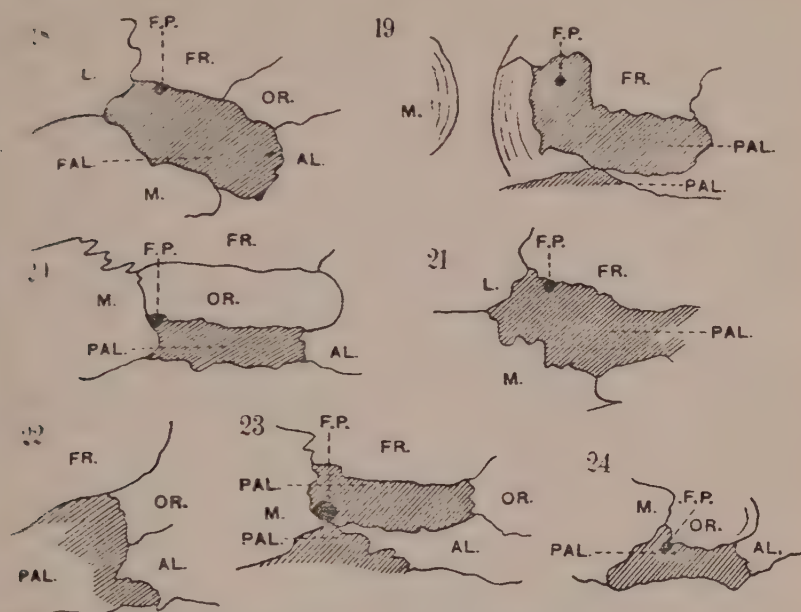


Fig. 18. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 19. *Potamogale velox* Du Chaillu, $\times 2$. Fig. 20. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 2$. Fig. 21 and 22. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 23. *Centetes caudatus* Schreb., $\times 2$. Fig. 24. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$.

IV. The palatine extends both in the rostral and in the medial wall of the orbit. This character is present in the Tupaiidae (fig. 18), Macroscelididae, Soricidae and Talpidae. In the two latter families, the extension in the dorsal part of the rostral wall of the orbit is but small, sometimes absent.

V. The palatine extends in the rostral wall of the orbit, but not in the part, where the maxilla shows an extension. This character is present in the Tupaiidae (fig. 18), Macroscelididae, Soricidae and Talpidae. The extension of the maxilla in the rostral ventral part of the orbit is but small in the Ptilocercinae, Rhynchocyoninae, Soricidae and Talpidae.

VI. The palatine has no extension in the rostral wall of the orbit. This character is present in the Centetidae (fig. 19), Solenodontidae (fig. 20), Chrysochloridae and Erinaceidae.

VII. The palatine has orally acquired an irregular outline. This character is present in the Tupaiidae (fig. 21), Rhynchocyoninae, Centetinae, Potamogalinae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceidae and Talpidae. In the Ptilocercinae, Chrysochloridae, Gymnurinae and Talpidae there are only small curves.

VIII. The palatine has caudally acquired an irregular outline. This character is present in the Tupaiidae (fig. 22), Rhynchocyoninae, Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceidae, Soricidae and Talpidae. In the Solenodontidae, Chrysochloridae and Talpidae these curves are but small.

IX. The palatine extends along the basal side of the alisphenoid. This character is present in most of the Tupaiinae and Macroscelidinae, in the Centetidae, Erinaceidae, and Soricidae. In the Gymnurinae and Rhynchocyoninae this contact is but narrow.

X. The palatine has the appearance of being composed of two separate bones. This probably occurs in the Centetinae (fig. 23) and perhaps in some Potamogalinae (fig. 19).

XI. The palatine has been reduced to a small bone in the lower part of the orbit. This character is present in the Oryzomystinae, Solenodontidae (fig. 20) and Erinaceidae (fig. 24).

XII. The palatines have formed an interorbital septum, which, along with the basis cranii, bounds the cerebral cavity. This character is present among the Desmaninae perhaps in *Urotrichus talpoides* Temm.

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position.

A palatine, whose dorsal rim slopes obliquely inward, shows an ancestral character. This condition prevails only in a few groups of the Insectivora.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

A palatine, whose dorsal rim has a vertical rather than a slanting position shows a primitive character, which occurs in many Insectivora, especially in the caudal part of the palatine.

Another primitive character is a palatine located both in the rostral wall of the orbit and in the middle part of the inner wall of the orbit, which occurs in the Tupaiidae and Macroscelididae which in other respects exhibit primitive and ancestral characters in the oral part of the wall of the orbit (see lacrymal). It is also present in the Soricidae and in the Talpidae which groups exhibit characters in the oral part that are modified during the further development of the Mammalia. The presence of this character in skulls which in other respects are so widely different is another evidence of the great diversity of these characters in the Insectivora. A primitive character is also a palatine, which extends in the rostral wall of the orbit, but not in the part, where the maxilla shows an extension. This character is present in the same four groups as mentioned above.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

One of these characters is the bladder- or dish-shaped inflation of the palatine; it is, however, rare in the Insectivora. Another change is the exclusion of the palatine from the oral part of the wall of the orbit, which is probably due to the extension of the maxilla in the caudal direction. Similar conditions prevail in the Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae and the Erinaceidae, in skulls which for the rest have also been modified in the oral part of the wall of the orbit (see the chapters treating of the lacrymal, maxilla and the jugal). Extension in the caudal direction of the maxilla and in all probability the oral enlargement of the alisphenoid can cause a palatine which has the appearance of being divided. This condition is rare in the Insectivora and occurs probably only in the Centetidae. Owing to the irregular extension of the maxilla caudally the palatine develops an irregular oral outline. An irregular caudal outline of the palatine may be due to the alisphenoid which lies caudal to the palatine and has extended in the rostral direction. This caudal extension of the palatine can also bring about a change in the position of the palatine so that it lies basal to the alisphenoid. But both the irregular curved edge of the palatine and its position basal to the alisphenoid may also be due to the caudal extension of the palatine. A palatine, which is one of the bones that constitute the wall of the cerebral cavity may also have arisen after the origin of the Mammalia. A similar

condition may be due to the enlargement of the cerebral cavity downwards or the extension of the palatine dorsally, but this shape of the palatine is rare among the Insectivora and only occurs occasionally in the Desmaninae. This group exhibits a marked flattening of the skull, the cerebral cavity may have extended considerably downwards and consequently a part of the palatine is located in the wall of the cerebral cavity. A small sized palatine which is located in the basal part of the orbit dates from after the origin of the Mammalia and is due to the surrounding elements; in the Insectivora it is due to the extension of the maxilla and the alisphenoid. This form of the palatine is present in the Solenodontidae and in the Erinaceidae.

Summary of the literature consulted.

PARKER (1885), CARLSSON (1909), WORTMAN (1921) and again CARLSSON (1922) published articles which contain description of the shape of the palatine (of the species mentioned under "Shape, Size and Position of the Lacrymal") which are in harmony with the results of my investigations, but they gave me little support in drawing my conclusions as to the shape, size and position of the palatine.

CONTACT.

I. The palatine-maxilla contact is present in all the Insectivora.

II. The palatine-maxilla contact is irregular or this contact is directed caudally. This is present in the Tupaiidae (fig. 26) Rhynchocyoninae, Centetidae, Solenodontidae (fig. 25), Chrysochloridae, Erinaceidae and Talpidae. In the Solenodontidae, Chrysochloridae, Gymnurinae and Talpidae this contact is only poorly developed.

III. The palatine-lacrymal contact is present in the Tupaiidae (fig. 27) and Macroscelididae.

IV. There is no palatine-lacrymal contact, the maxilla having contact with the frontal caudal to the lacrymal. This is present in the Centetinae (fig. 28), Solenodontidae and Erinaceidae; also in the Chrysochloridae if there is a lacrymal and in some of the Talpidae.

V. The palatine-orbitosphenoid contact is present in all the Insectivora (fig. 29), though in the Centetinae this contact is only present if there is a composed palatine.

VI. The palatine contact with the oral side of the alisphenoid is present in all the Insectivora (fig. 30).

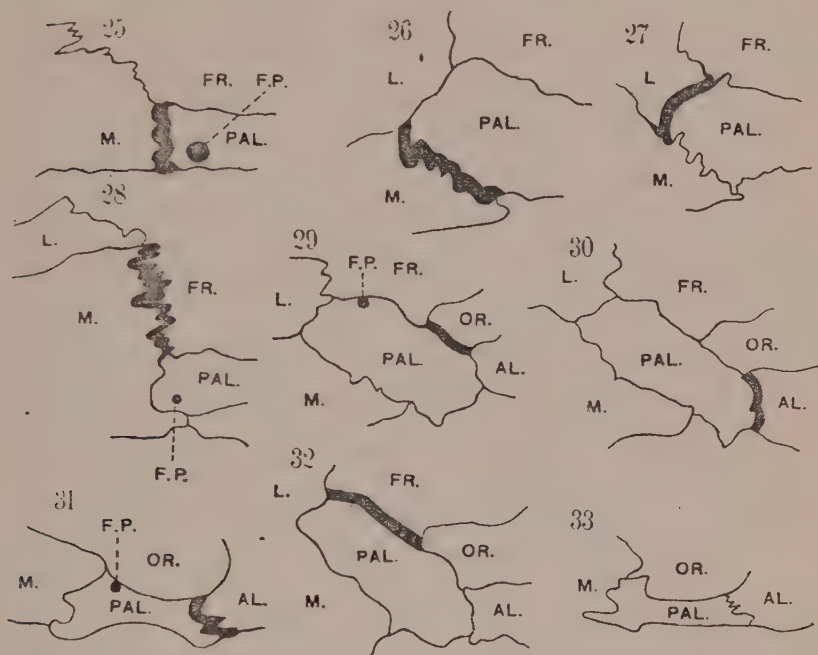


Fig. 25. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 3$. Fig. 26 and 27. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 28. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$. Fig. 29 and 30. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 31. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 2$. Fig. 32. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 33. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 2$.

VII. The palatine contact with the basal side of the alisphenoid is present in most of the Tupaiinae, Macroscelidinae, Centetidae, Erinaceidae (fig. 31) and Soricidae. In most of these skulls there is but a narrow contact.

VIII. The palatine-frontal contact is present in the Tupaiidae (fig. 32), Macroscelididae, Centetinae (provided the palatine is divided), Potamogalinae and in a few Solenodontidae (fig. 25) and Erinaceinae. Also present in some of the Soricidae and Talpidae as a very narrow contact.

IX. There is no palatine-frontal contact in the Oryzorictinae, the Chrysochloridae, in most of the Solenodontidae (fig. 20 of the Erinaceidae (fig. 33), of the Soricidae and of the Talpidae. In the Oryzorictinae, Solenodontidae and in the Chrysochloridae it is very difficult to make out whether there is palatine-frontal contact owing to the small size of the palatine.

A. Ancestral characters of contact.

Among these is the palatine-maxilla contact. This contact occurs in all the Mammalia, consequently it is not characteristic of the Insectivora. Another ancestral character is the palatine-lacrymal contact, which occurs in some families of the Insectivora, i.e., in the Tupaiidae and the Macroscelididae, which exhibit ancestral characters also in other respects (see lacrymal, maxilla, jugal). Absence of the palatine-frontal contact may be an ancestral, a primitive or a secondary mammalian character. In the Soricidae and the Talpidae it is probably primitive mammalian. In these skulls the orbitosphenoid sometimes extends on to the lacrymal. The primitive shape and size of the orbitosphenoid excludes the palatine-frontal contact in these groups. Sometimes the orbitosphenoid is smaller-sized, in which case there is a very narrow palatine-frontal contact. In the Oryzorictinae, Solenodontidae, Chrysochloridae and Erinaceidae the palatine-frontal contact is also absent, which is either an ancestral or a secondary mammalian character, probably the latter, the cause being the caudal extension of the maxilla. It is not likely that this absence of the palatine-frontal contact is an ancestral character in any of the Insectivora.

B. Primitive characters of contact.

The contact between the palatine and the orbitosphenoid and between the palatine and the oral side of the alisphenoid are both primitive contact forms; they occur in all the Insectivora but are not characteristic of the palatine of the Insectivora, these contact-forms being a general character among the Mammalia. As has been remarked in the theoretical introduction another primitive character is either the palatine-frontal contact or the absence of this contact, which depends on the primitive shape of the orbitosphenoid. If the absence of the palatine-frontal contact is a primitive character, then the palatine-frontal

contact is a secondary character. The latter is probably the case in the Insectivora, where it is present.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

One of these characters is the rupture of the palatine-lacrymal contact. This is probably due to the caudal extension of the maxilla and occurs in many Insectivora which also in other respects exhibit secondary mammalian characters in the oral part of the wall of the orbit (see lacrymal, maxilla and jugal). As has been mentioned under B, the palatine-frontal contact is probably also a secondary character; it is present in many Insectivora. This contact may be modified by the maxilla extending in the caudal direction. The maxilla extending dorsally and caudally can cause the palatine-frontal contact to be broken, but the latter may be also due to the orbitosphenoid extending and obtaining contact with the lacrymal. If the palatine-frontal contact is a primitive character, the last above-mentioned broken condition arose after the origin of the Mammalia,

Another character which arose during the differentiation of the various Mammalia is the contact between the palatine and the basal part of the alisphenoid, owing to the caudal extension of the palatine or the oral extension of the alisphenoid. The irregular palatine-maxilla contact is also a secondary character.

Summary of the literature consulted.

Papers by PARKER (1885), CARLSSON (1909), WORTMAN (1921) and WEBER (1928) contain some detached remarks on the contact forms of the palatine which are in harmony with the results of my investigations, but gave me but little support in my researches.

FORAMINA.

In all the Insectivora there occurs a foramen palatinum.

It is an open question whether this is an ancestral or a primitive character.

In indicating the foramen palatinum I found no support in the literature.

MAXILLA.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. The maxilla has a small extension in the rostral-basal part of the wall of the orbit. This character is present in the Ptilo-

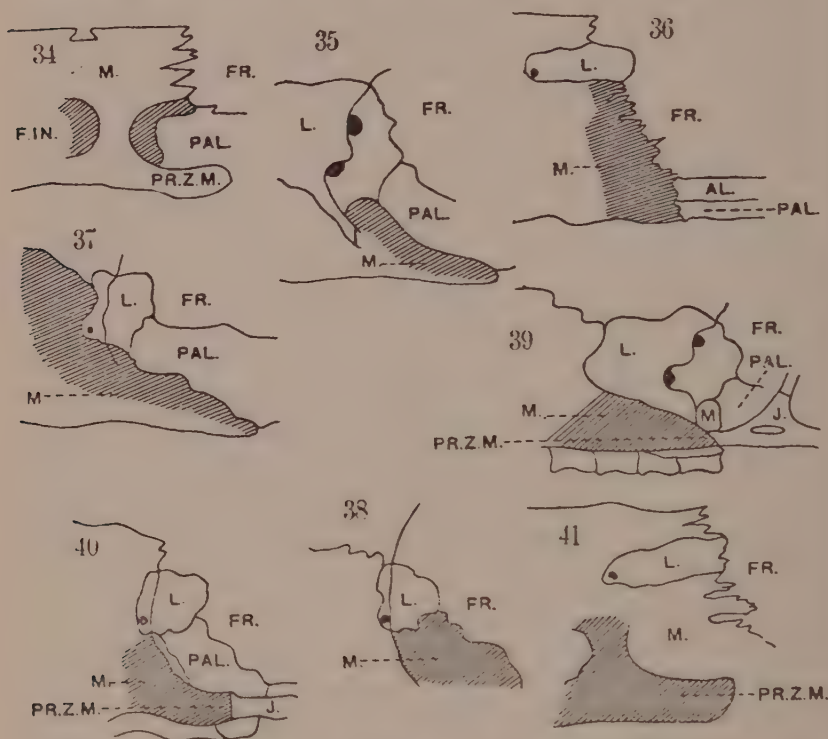


Fig. 34. *Potamogale velox* Du Chaillu, $\times 2$. Fig. 35. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 36. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 37. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 38. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 39. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 40. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 41. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$.

In fig. 36 to exchange al. and pal.

cercinae, Rhynchocytoninae, Potamogalinae (fig. 34), Soricidae and Talpidae.

II. The maxilla has extended into the rostral-basal part of the wall of the orbit and expands a little caudally. This character is present in the Tupaiinae (fig. 35) and Macroscelidinae.

III. The maxilla has an extension both in the oral and in the medial wall of the orbit. This character is present in the Centetinae (fig. 36), Oryzorictinae, Solenodontidae, Chrysochloridae and Erinaceidae.

IV. The maxilla has an apophysis dorsally in front of the anterior part of the lacrymal. This character is present in the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 37).

V. The maxilla has an apophysis in caudal direction in the medial wall of the orbit. This character is present in the same Insectivora, as mentioned under III. The term apophysis is, however, hardly appropriate here, the entire maxilla having distinctly extended in the caudal direction.

VI. The maxilla has an apophysis dorsally caudal to the posterior part of the lacrymal. This character is present in the Centetinae, Solenodontidae, Chrysochloridae (provided there is a lacrymal), Erinaceidae (fig. 38) and in some of the Talpidae. In the Chrysochloridae and Talpidae, this definition of the position of the maxilla with respect to the lacrymal is only possible, when there is a lacrymal present and in the Talpidae when there is no lacrymal-orbitosphenoid contact.

VII. The maxilla has a zygomatic process which forms the basal oral part of the zygoma. This character is present in the Tupaiinae (fig. 39) and Macroscelididae.

VIII. The maxilla has a zygomatic process, which forms the oral part of the zygoma. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 40), probably in some of the Chrysochloridae and in the Talpidae.

IX. The maxilla has a zygomatic process, extending into the temporal fossa of the skull. This character is present in the Erinaceidae. In most of the Chrysochloridae the processus zygomaticus of the maxilla has contact with the squamosal and the jugal is lacking; this processus has the above mentioned character. In the Centetidae (fig. 41), Solenodontidae (fig. 8) and Soricidae the zygoma is incomplete, but the zygomatic process of the maxilla is markedly large, though it does not extend very far into the temporal fossa of the skull.

X. In the oral part of the orbit, that part of the maxilla which is not located in the medial wall of the orbit is inflated. This character is present in the *Ptilocercinae* and *Macroscelidinae*.

XI. In the oral part of the orbit, that part of the maxilla which is not located in the medial wall of the orbit is diamond-shaped. This character is present in the *Tupaia*nae, *Centetidae*, *Solenodontidae*, *Erinaceidae*, *Soricidae* and *Talpidae*.

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position.

The maxilla having only a minor share in forming the rostral basal part of the orbit and not extending beyond it is an ancestral character. This condition occurs only in some *Insectivora* and is hardly distinct from a small caudal extension of the maxilla. Another ancestral character is a small *processus zygomaticus* of the maxilla, which forms the basal oral part of the zygoma. Both these characters together occur only in the *Tupaia*nae and *Macroscelididae*, which groups show ancestral characters also in other respects (see lacrymal and jugal).

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

A slight caudal extension into the rostral-basal wall of the orbit is a primitive character. This condition occurs only in some groups and, as has been noted under A, is hardly distinguishable from the ancestral condition of the maxilla. A maxilla with a *processus zygomaticus* located only in the oral-basal part of the zygoma occurs in some skulls which also in other respects exhibit some primitive or ancestral characters in the oral part of the orbit. As has already been mentioned under A the extension of the zygomatic process is so small in the *Tupaia*nae and *Macroscelididae*, that it is assumed to be ancestral.

C. Characters of Shape, Size and Position which arose after the origin of the *Mammalia*.

One of these characters is a maxilla developing an apophysis in the dorsal direction oral to the lacrymal. This is a general character in all the *Insectivora* in which there is a lacrymal present. Another of these characters is a maxilla forming an apophysis in the dorsal direction caudal to the lacrymal. This occurs in many *Insectivora* especially in skulls which have been modified in the rostral part of the wall of the orbit also in other

respects (see lacrymal, jugal). A maxilla which has extended in the caudal direction and is consequently located in the medial wall of the orbit or has developed a large processus zygomaticus also dates from after the origin of the Mammalia. A similar maxilla occurs in many Insectivora. The zygomatic process of the maxilla, extending into the temporal fossa of the skull, also points out a secondary character. The same happens to be the case with the Maxilla, which is inflated or dish-shaped. The last character is present in many Insectivora. From the above it appears that the characters of the maxilla which arose after the origin of the Mammalia occur in most Insectivora whereas the ancestral and primitive characters are restricted to a few families. Contrary to the other elements constituting the orbito-temporal region of the skull of the Insectivora the maxilla exhibits less divergent characters.

Summary of the Literature consulted.

As in the case of the lacrymal and the palatine I was supported in my study of the maxilla by articles of PARKER (1885), CARLSSON (1909), WORTMAN (1921) and WEBER (1928).

The skulls investigated by these authors have already been mentioned above. Their statements as to the "Shape, Size and Position of the Maxilla" are, however, but few; on the whole they are in harmony with the results of my investigations. CARLSSON's statement as to the *canalis infraorbitalis* in the *Macroscelididae* which according to this authoress is variable in length suggests the possibility that in the *Macroscelididae* a number of Insectivora have been grouped together which differ in the shape, size and position of the maxilla. I found but slight difference in the shape, size and position of the maxilla. Only the *Macroscelidinae* exhibit a maxilla which extends slightly more in the caudal direction than it does in the *Rhynchocyoninae*.

CONTACT.

I. The maxilla-jugal contact is present in all the Insectivora which have a jugal (fig. 42).

II. The maxilla-palatine contact is present in all the Insectivora (fig. 43).

III. The maxilla-palatine contact is irregular. This is present in the Tupaiidae (fig. 43), Rhynchocyoninae, Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceidae and Talpidae. In the Chrysochloridae, Gymnurinae and Talpidae this contact is only slightly developed.

IV. The maxilla-lacrymal contact is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 44).

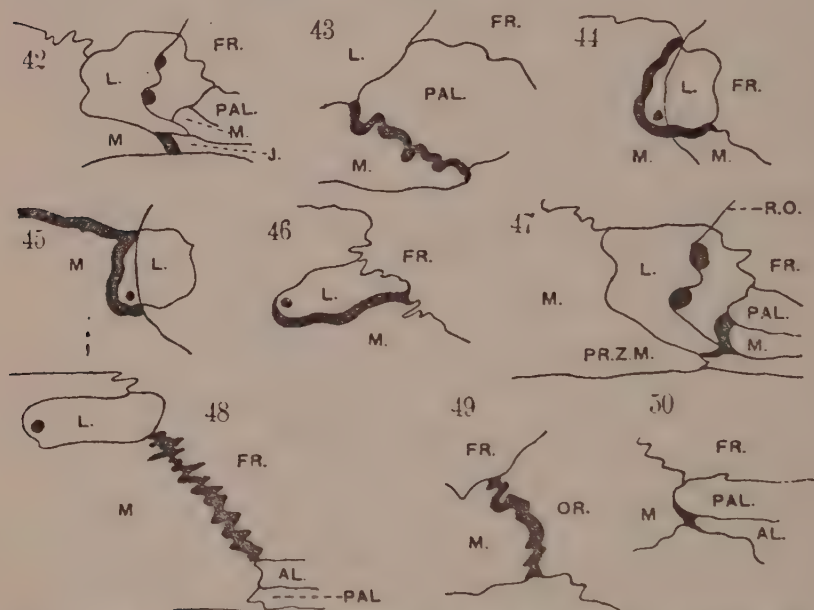


Fig. 42 and 43. *Tupaia ferruginea* Rafll., $\times 2$. Fig. 44 and 45. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 46. *Solenodon cubanus* Peters., $\times 2$. Fig. 47. *Tupaia ferruginea* Rafll., $\times 2$. Fig. 48. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$. Fig. 49. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 50. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$.

In fig. 48 to exchange al. and pal.

V. The maxilla has contact both with the frontal and with the rostral side of the lacrymal. This character is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 45).

VI. The maxilla has contact with the basal side of the lacrymal, which excludes the lacrymal-jugal contact. This character is present in the Ptilocercinae, Chrysochloridae, Erinaceidae and Talpidae. The Centetidae, Solenodontidae (fig. 46) and Soricidae, where no jugal is present, show quite the same con-

tion of the maxilla, so that the lacrymal-jugal contact would be excluded, if a jugal was present in these groups. In the Tupaiinae and Macroscelididae there is also contact with the basal side of the lacrymal, but this contact is limited by the lacrymal-jugal contact.

VII. The maxilla has contact with the caudal side of the lacrymal, but no contact with the frontal. This character is present in the Tupaiidae (fig. 47), Macroscelididae and in some of the Talpidae. In the latter group the lacrymal is sometimes lacking, consequently this character is not always present; moreover, the extension of the orbitosphenoid is variable in these skulls and it is on this extension that the maxilla-lacrymal contact depends. The contact of the maxilla with the caudal side of the lacrymal is but small in the skulls mentioned above.

VIII. The maxilla has contact with the caudal side of the lacrymal and with the frontal. This character is present in the Centetinae (fig. 48), Solenodontidae and Erinaceidae; also in the Chrysochloridae and in some of the Talpidae provided there is a lacrymal and if there is no lacrymal-orbitosphenoid contact.

IX. The maxilla-orbitosphenoid contact is present in the Oryzorictinae, in some of the Solenodontidae with a few exceptions, in the Chrysochloridae, Erinaceidae (fig. 49) and in some of the Talpidae.

X. The maxilla-alisphenoid contact is present in some of the Centetinae (fig. 50).

A. Ancestral characters of contact.

Ancestral are the maxilla-palatine and the maxilla-jugal contact. The former is a general character in the Mammalia and the latter in those Mammalia that have a jugal. So neither of these two characters is typical of the Insectivora. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal another ancestral character is the maxilla-lacrymal contact; if, on the other hand, the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian praefrontal and also if the Cynodontia are the ancestors of the Mammalia, this contact is probably primitive. This is also a general character in the Mammalia and accordingly it is not characteristic of the Insectivora either. If the

mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal, another ancestral character is the contact between the lacrymal and the jugal, which involves partial exclusion of the maxilla from the basal rim of the lacrymal. This condition occurs only in the Tupaiinae and in the Macroscelididae, which families exhibit ancestral characters also in other respects (see above). Another ancestral or primitive character is absence of the contact between the maxilla caudal to the lacrymal and the frontal. This condition occurs in the Insectivora only in the Tupaiidae and in the Macroscelididae which families exhibit ancestral or primitive characters also in other respects (see lacrymal and jugal). The development of this contact is variable in the Talpidae. As has been noted in the introduction, the maxilla-frontal contact may be ancestral or primitive if the postorbital fuses with the frontal. This character, however, is not present in the Insectivora.

B. Primitive characters of contact.

As has been noted above under A, the maxilla-lacrymal contact is a general character in the Insectivora. This contact-form is a primitive one if the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian praefrontal, and the Cynodontia are the ancestors of the Mammalia and if there is loss of the reptilian lacrymal or fusing of the latter bone with the praefrontal; in this case the lacrymal-jugal contact is also primitive, and in this condition the maxilla is bounded only by a part of the basal rim of the lacrymal. As noted above under A, this condition occurs only in a few families of the Insectivora. As was mentioned in the introduction it is also possible to suppose that the lacrymal-jugal contact broken by the maxilla is primitive and consequently it is very difficult to characterize the lacrymal-jugal contact. The same is the case with the absence of the maxilla-frontal contact. As was mentioned under A, the absence of this contact may either be an ancestral or a primitive character.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

One of these characters is the dorsal extension of the maxilla and consequently contact between the maxilla oral to the lacrymal and the frontal. This is a general character in those Insectivora that have a lacrymal. Another character dating

from after the origin of the Mammalia is the extension of the maxilla caudal to the lacrymal, from which ensues the contact between this part of the maxilla and the frontal. This condition prevails in most Insectivora that have a lacrymal with the exception of the Tupaiidae and the Macroscelididae in which the maxilla has a narrow contact with the caudal rim of the lacrymal but no contact with the frontal and also excepting some Talpidae. Another secondary mammalian character is the rupture of the lacrymal-jugal contact caused by the caudal extension of the maxilla. As has been noted under B this character may also be primitive. To the extension may also be due an irregular contact between the maxilla and the palatine. A marked extension of the maxilla into the medial wall of the orbit may also cause the maxilla-orbitosphenoid contact, also dating from the secondary mammalian period. This condition occurs only in some Insectivora in which the form of the maxilla has a secondary mammalian character. Among the Talpidae this maxilla-orbitosphenoid contact also occurs, but in this group it is correlated with the size of the primitive orbitosphenoid (see orbitosphenoid). A secondary mammalian character is also the maxilla-alisphenoid contact. This character is sometimes present in the Centetinae. If the maxilla-frontal contact caudal to the lacrymal is ancestral or primitive, the rupture of this contact may be a secondary mammalian character. I do not think this occurs in the Insectivora. If the maxilla-frontal contact caudal to the lacrymal is a secondary character, then the rupture of this contact is a secondary character too. I think this is not present in the Insectivora.

Summary of the Literature consulted.

In the literature consulted I did not come across any statement dealing in detail with the contact-forms of the maxilla.

FORAMINA.

I. The infraorbital foramen is a large opening. This character is present among the Macroscelidinae in *Petrodromus venustus* Thomas (fig. 52), and in *Elephantulus*, in the Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Gymnurinae, Soricidae, and Talpidae. In the Centetinae the infraorbital foramen is fairly large.

II. The infraorbital foramen is a small opening. This character is present among the Tupaiidae (fig. 51), in the Macroscelidinae except in *Petrodromus venustus* Thomas and in *Elephantulus*; in the Erinaceinae the opening is slightly larger.

III. The infraorbital foramen is located near the edge of the orbit. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 53), Macroscelidinae, Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae, and Talpidae.

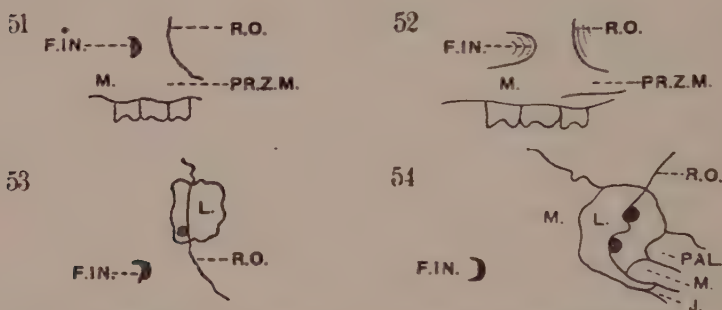


Fig. 51. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 52. *Petrodromus venustus* Thomas, $\times 2$. Fig. 53. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 54. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$.

IV. The infraorbital foramen is located at some distance from the rim of the orbit. This character is present in the Tupaiinae (fig. 54), Rhynchocyoninae, and Soricidae.

A. Ancestral characters of the foramina.

A large infraorbital foramen may be ancestral, but it may also be due to a stronger development of the masticatory function which caused a fuller development of the nerves that are in close relation with this function and enlargement of the infraorbital foramen. On the whole the infraorbital foramen is large in the Insectivora and the maxilla has been modified after the origin of the Mammalia. So the large infraorbital foramen which occurs in many Insectivora is probably a character which dates from after the origin of the Mammalia and results from the stronger development of the masticatory function. An ancestral character may also be present when the infraorbital foramen lies at some distance from the rim of the orbit; this may, however,

arise as a secondary character, when the facial part of the skull extends into the oral direction. The last mentioned character is present in Insectivora which differ very much. Probably it is ancestral in the Tupaiinae, and Rhynchocyoninae, which families exhibit also other ancestral characters; it is probably a secondary character in the Soricidae.

B. Primitive characters of the foramina.

As has been noted in the introduction a small infraorbital foramen is a primitive character. Among the Insectivora this condition occurs in some skulls which exhibit primitive or ancestral characters also in other respects.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

As has been noted above under A the large infraorbital foramen which occurs in most Insectivora is not an ancestral character but one that arose after the origin of the Mammalia and is probably due to the strong development of the maxilla oral to the orbit and of the development of the ramus maxillaris of the Trigemini. As was mentioned under A the infraorbital foramen which lies at some distance from the rim of the orbit may be an ancestral or a secondary character, caused by the extension of the facial part of the skull. In the Soricidae it is probably a secondary character. A secondary character may further also be a foramen, which lies near the rim of the orbit. It is, however, very difficult to decide of what nature this character is in the Insectivora.

Summary of the literature consulted.

As has been noted above under "Shape, Size and Position", CARLSSON (1909) has investigated the canalis infraorbitalis of the Macroscelididae and concluded that this duct is of variable length. WEBER (1928) states that the infraorbital foramen in the Insectivora is on the whole large which he ascribes to the increase in size of the ramus maxillaris of the Trigemini which is connected with the bristles of the snout. This large infraorbital foramen is most marked in *Potamogale*. These statements by WEBER are quite in harmony with my investigations and have been a support in indicating the characters.

FRONTAL.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. There is a frontal process, which lies as a separate bone beside the frontal. I only found this character in some skulls of the Insectivora. I found it in one skull of *Tupaia ferruginea raviana*

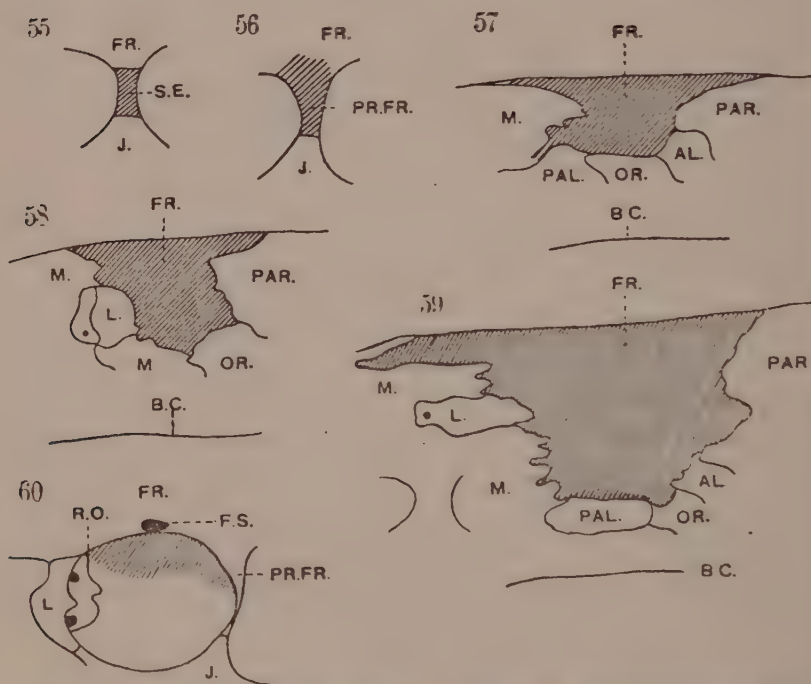


Fig. 55. *Tupaia ferruginea raviana* Lyon, $\times 2$. Fig. 56. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 57. *Potamogale velox* Du Chaillu, $\times 2$. Fig. 58. *Evinaceus ew. paucus* L., $\times 2$. Fig. 59. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 1$. Fig. 60. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 1\frac{1}{4}$.

Lyon (fig. 55). I could not find it in the Rhynchocyoninae, as is mentioned by WORTMAN (1921).

II. The frontal bone forms a postorbital process connected with a jugal process and forming a long, strong bone posterior to the orbit. I found this character in the Tupaiidae (fig. 56).

III. The frontal is a small bone, which extends in the medial wall of the orbit. I found this character in the Tupaiidae, Ma-

Macroscelidinae, Potamogalinae (fig. 57), Oryzoricinae, Chrysochloridae, Solenodontidae, Gymnurinae, Soricidae and Talpidae.

IV. The frontal is a large bone, which forms part of the upper wall of the orbit and has apophyses in the ventral wall of the orbit. This character is present in the Rhynchocyoninae, Centetinae and Erinaceinae (fig. 58).

V. The frontal extends into the temporal fossa. This character is present in the Rhynchocyoninae and Centetinae (fig. 59). The frontal of the Rhynchocyoninae is distinct but has only a slight extension in the temporal fossa.

VI. The frontal is inflated. This character is present in the Centetinae, Oryzoricinae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceinae and Talpidae.

VII. The frontal is arched. This character is present in the Tupaiidae, Macroscelididae (fig. 60), Erinaceinae and Soricidae.

VIII. The frontal forms a sharp rim along the dorsal marginal part of the orbit. This character is present in the Tupaiidae and Macroscelididae (fig. 60).

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position.

A frontal with a separate element in the position of the processus frontalis shows an ancestral character or less probably one that belongs to the secondary period. This condition is very rare in the Mammalia and is also exceptional in the Insectivora. In the Tupaiinae I found it in one single skull. This group exhibits ancestral characters also in other respects, so the above-mentioned condition is probably ancestral. A small-sized frontal in the Insectivora may also be an ancestral character. In many Insectivora the cerebral cavity is poorly developed, a condition prevailing among the Reptilia. Similarly to the Reptilia, the Insectivora exhibit a parietal that is larger than the frontal, hence the small extension of the frontal in most of the Insectivora may be an ancestral character. Another ancestral character is a bony bar located caudal to the orbit if it is composed of separate elements that can be traced back to the component elements of the skull of the Reptilia. In the Tupaiidae there is a bony bar present caudal to the orbit, which in some skulls is composed of three parts, there being a separate processus frontalis.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

A frontal developing apophyses downwards or one that is markedly long and thus can extend into the temporal fossa may be primitive if the fusing is primitive. This is probably the case in the Rhynchocyoninae and Erinaceinae. The markedly long frontal in the Centetinae is difficult to date: it may be primitive or have had its origin in the secondary mammalian period. A bony bar caudal to the orbit not composed of separate elements but due to the fusing of elements corresponding to the elements of the skull of the Reptilia may also be primitive if the fusing is primitive. This character may, however, also be a secondary one. In the Tupaiidae, where this character is present, it is probably a primitive character, when it is composed of frontal and jugal.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

One of these characters is a frontal that slightly arches over the orbit or is slightly inflated, which modifications are probably due to the enlargement of the cerebral cavity. Another character may be the sharp rim along the orbit caused by the deepening of the orbit or flattening of the skull. These characters of the frontal occur in various Insectivora; also in other families in which the frontal in other respects has preserved the ancestral shape and size. Enlargement of the cerebral cavity may cause a bony bar bounding the orbit in the caudal direction. The Insectivora in which this condition prevails exhibit ancestral or primitive characters in the shape and size of the frontal and also of the lacrymal, the palatine and the jugal, so that this character too is probably ancestral or primitive as has been remarked under A and B. As was mentioned under B the frontal extending into the temporal fossa may be a secondary character. It is present in the Centetinae, which family exhibits also other secondary characters in this part of the skull (see palatine). As has been mentioned under A a frontal with a separate element in the position of the processus frontalis, may show a secondary character.

Summary of the literature consulted.

The papers of the authors mentioned under "Lacrymal", "Palatine" and "Maxilla" also contain statements about the

frontal, on the whole exceeding in number those about the maxilla. PARKER (1885) points out that the shape of the frontal may be a criterion for the Mammalia. According to this author a frontal which is small compared to the parietal is indicative of the lower orders of the Mammalia. This author compared the skulls of *Sorex* and *Erinaceus*. In *Erinaceus* the difference in size between these two elements of the skull is less than in *Sorex*. His article, however, does not contain any further conclusions as to the probable primitive characters of *Sorex*. His statements are in harmony with the results of my investigations. As has been noted in the theoretical part as to the shape, size and position of the frontal in the Insectivora, the shape of the frontal in *Sorex* seems to indicate that in this bone the ancestral characters have been preserved whereas in *Erinaceus* the frontal has been modified.

BROOM (1916) states the same proportion in size between the frontal and the parietal in *Chrysochloris* as in *Sorex*, i.e., the parietal is markedly larger than the frontal. According to my theoretical conception this would mean an ancestral character but BROOM calls the skull of *Chrysochloris* partly primitive partly specialised and degenerated. He does not mention the term ancestral. So with respect to this character he may not have kept the ancestral and the primitive characters sufficiently distinct.

CARLSSON (1909) states that the proportion in size between the frontal and the parietal is variable in the Macroscelididae. This seems another proof of the fact that in the Macroscelididae a heterogeneous group of Insectivora has been brought together according to this authoress. Her statements are in harmony with the results of my investigations.

WORTMAN'S (1921) article is important in that he states the presence of a separate bone in the skulls of young specimens of *Tupaia* and in one skull of *Rhynchocyon*. I found a separate processus frontalis in one skull of *Tupaia*, though a wider study of the subject may produce a greater number of specimens with a separate processus frontalis. Of great importance is the question whether the separate bone mentioned by WORTMAN is ancestral or not.

CONTACT.

I. The frontal-nasal contact is present in all the Insectivora (fig. 61).

II. The frontal-lacrymal contact is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 62).

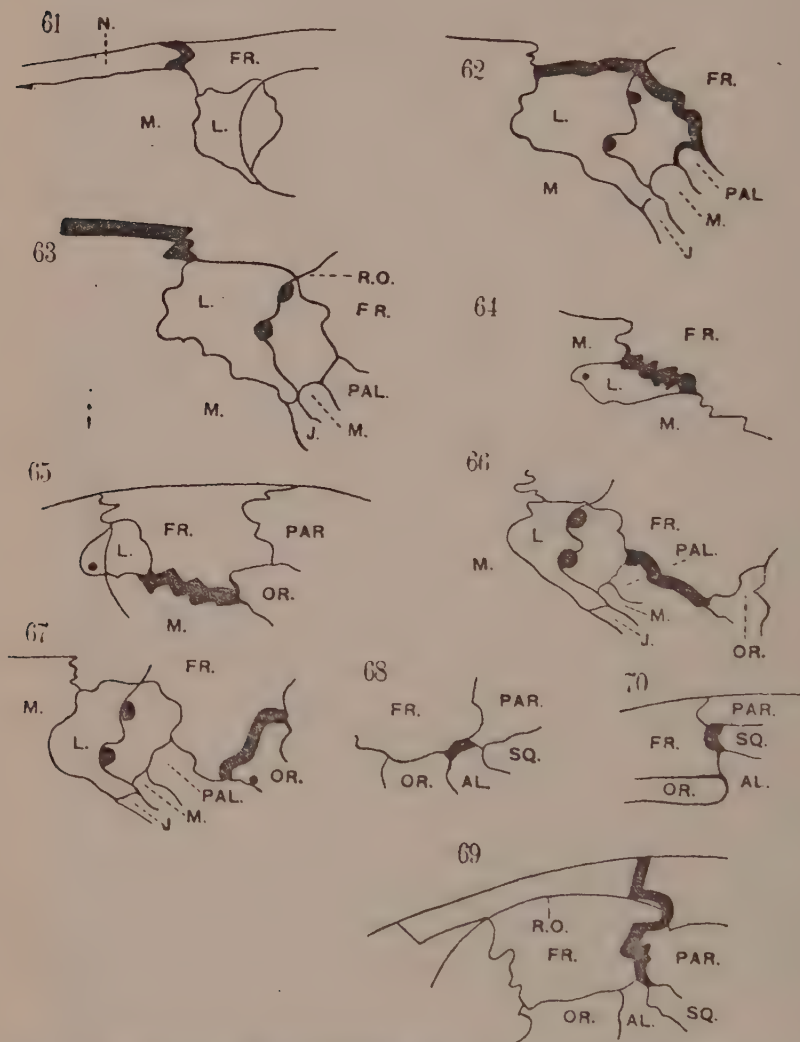


Fig. 61, 62 and 63. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 64. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$. Fig. 65. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 66 and 67. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 68. *Erinaceus europaeus hispanicus* O. Thomas, $\times 2$. Fig. 69. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 2$. Fig. 70. *Talpa europaea* L., $\times 2$.

III. The frontal-maxilla contact oral to the lacrymal is present in all the Insectivora, which possess a lacrymal (fig. 63).

IV. Contact between the frontal and the caudal side of the lacrymal is present in the Tupaiidae, Macroscelididae, Centetinae (fig. 64), Solenodontidae and Erinaceidae. Also present in the Chrysochloridae and Talpidae if these skulls possess a lacrymal.

V. The frontal-maxilla contact caudal to the lacrymal is present in the Centetinae, Solenodontidae and Erinaceidae (fig. 65). In the Chrysochloridae and Talpidae this contact is variable. In the Talpidae this contact is present, provided there is a lacrymal and there is no lacrymal-orbitosphenoid contact and among the Chrysochloridae in the skulls, which possess a lacrymal.

VI. The frontal-palatine contact is present in the Tupaiidae (fig. 66), Macroscelididae, Centetinae (provided the palatine is divided), Potamogalinae and in a few Solenodontidae and Erinaceinae. Also present in some of the Soricidae and in the Talpidae, as a very narrow contact.

VII. The frontal-orbitosphenoid contact is present in all the Insectivora (fig. 67). This contact is distinctly wide in the Tupaiidae and Macroscelididae, because the orbitosphenoid is rather high. In the Soricidae and Talpidae the frontal-orbitosphenoid contact is wide, owing to the long extension of the orbitosphenoid; this is also the case in some of the Centetinae.

VIII. The frontal-alisphenoid contact caudal to the orbitosphenoid is present in all the Insectivora except in the Tupaiidae, Macroscelidinae and in some of the Erinaceidae (fig. 68).

IX. The frontal-parietal contact is present in all the Insectivora (fig. 69).

X. The frontal-jugal contact by means of a bony bar caudal to the orbit is present in the Tupaiidae (fig. 56).

XI. The frontal-squamosal contact is present in most of the Soricidae and Talpidae (fig. 70).

A. Ancestral characters of contact.

The frontal-nasal contact is an ancestral character, if the mammalian frontal is homologous with the reptilian frontal as well as if the reptilian praefrontal has been fused with the

mammalian frontal. It occurs in all the Mammalia, hence it is not characteristic of the Insectivora. If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian praefrontal and the mammalian frontal with the reptilian frontal or if the praefrontal in the ancestors has been fused with the frontal and the lacrymal of the Mammalia is homologous with the lacrymal of the Reptilia, another ancestral character is the lacrymal-frontal contact. This contact being a general feature in the Mammalia it is not typical of the Insectivora either. If the frontal-orbitosphenoid contact is narrow this may be an ancestral character, the ancestral orbitosphenoid being small sized. A narrow frontal-orbitosphenoid contact, however, may also be a secondary character. It is difficult to decide, which is the case in the Insectivora. Under "shape, size and position of the orbitosphenoid" it has been supposed, that the small extension of the orbitosphenoid in the Potamogalinae and Chrysochloridae is an ancestral character, consequently the small frontal-orbitosphenoid contact may also be ancestral in these groups. On the whole the frontal-orbitosphenoid contact is not wide in the Insectivora. According to GREGORY and NOBLE (1924) the frontal-alisphenoid contact caudal to the orbitosphenoid is ancestral, the size of the alisphenoid being markedly large. The skulls of the Insectivora investigated exhibit on the whole a small-sized alisphenoid; in the Tupaiidae and the Macroscelidinae, which families exhibit many more ancestral characters, the frontal-alisphenoid contact is absent. I consider the question as to the ancestral date of this contact far from settled; in my opinion this contact, which occurs in many Insectivora, may also be due to the caudal part of the skull having been modified after the origin of the Mammalia and the alisphenoid having extended and consequently obtained contact with the frontal secondarily. If there is a bony bar caudal to the orbit corresponding to a similar bar in the Reptilia the ensuing frontal-jugal contact is also ancestral, which is probably the condition prevailing in the Tupaiidae. A bony bar caudal to the orbit and composed of separate elements, that can be traced back to the component elements of the skull of the Reptilia, may indicate an ancestral frontal-jugal contact. Absence of the contact of the maxilla caudal to the lacrymal and the frontal, is ancestral or primitive. This character is present in the Tupaiidae and in the Macroscelididae, which families exhibit ancestral or primitive characters also in other respects (see lacrymal and

jugal). The presence of this contact is variable in the Talpidae. An ancestral character may also be the frontal-maxilla contact if the postorbital in the ancestors fuses with the frontal and if WILLISTON has right that the postorbital-maxilla contact is ancestral. This contact may also be primitive, if this fusing is primitive. Probably neither of the two characters is present in the Insectivora. Another ancestral character is the frontal-parietal contact.

B. Primitive characters of contact.

If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal the frontal-lacrymal contact is primitive if there is primitive loss of the praefrontal or fusing of this bone with the frontal. As has been mentioned under A, this contact may also be ancestral; besides it does not, however, typify the Insectivora, this character occurring in all the Mammalia in which there is a lacrymal. A wide frontal-orbitosphenoid contact is probably primitive as such a contact also occurs if there is an orbitosphenoid that is large-sized and primitive. This is probably the condition prevailing in the Talpidae and Soricidae. However, this contact may also be due to the extension of the orbitosphenoid, in which case the wide frontal-orbitosphenoid contact dates from the secondary mammalian period. This is possibly the condition prevailing in some of the Centetinae, Tupaiidae and Macroscelididae. If we do not assume that the primitive orbitosphenoid extends to the lacrymal, the palatine-frontal contact may be primitive. Another probably primitive character is the wide contact between the parietal and a large primitive frontal. The latter only occurs in some Insectivora, probably in the Centetinae. As has been remarked under A, the frontal-jugal contact may be due to the presence of a bony bar caudal to the orbit. If this bony bar corresponds to a similar bony bar in the Reptilia the frontal-jugal contact is probably ancestral. If a bony bar caudal to the orbit is primitive, then the frontal-jugal contact is also a primitive character. The frontal-maxilla contact may be primitive if the postorbital of the Reptilia has been fused with the frontal during the transition of the Reptilia to the Mammalia and if this form of contact is the one as meant by WILLISTON. The absence of the maxilla-frontal contact is either ancestral or primitive. This contact may also have arisen after the origin of the Mammalia, which is probably the case in the Insectivora, where it is present.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

As has been noted under A, one of these characters may be the frontal-alisphenoid contact, caudal to the orbitosphenoid, though in the opinion of GREGORY and NOBLE it is an ancestral character. Another character dating from the secondary mammalian period is the frontal-maxilla contact oral or caudal to the lacrymal in skulls that have a lacrymal. These contact-forms may be due to the extension of the maxilla in the upward or the extension of the frontal in the ventral direction. This character is present in many Insectivora but not in the Tupaiidae and Macroscelididae nor in some Talpidae. The Insectivora in which the lacrymal is absent also exhibit a distinct maxilla-frontal contact, which character must also date from the secondary mammalian period. The maxilla-frontal contact where the lacrymal is absent I found in the Oryzorictinae, Potamogalinae, Chrysochloridae, Soricidae and in some Talpidae. The frontal-jugal contact by means of a bony bar caudal to the orbit can either be ancestral or primitive, but it can also date from the secondary mammalian period, if this bony bar is due to the enlargement of the cerebral cavity. Enlargement of the cerebral cavity and the absence of secondary enlargement of the orbitosphenoid can cause the extension of the squamosal and consequent contact between the latter and the frontal. I found this contact in most of the Soricidae and Talpidae. Another contact dating from the secondary mammalian period is the frontal-palatine contact, if the primitive condition is a large orbitosphenoid and consequently absence of the frontal-palatine contact. The secondary nature of the presence of this contact is probably the condition prevailing in a few Soricidae and in the Talpidae, as has been noted under contact-form of the palatine under A; as far as the Tupaiidae, Macroscelididae, Centetinae and Potamogalinae this depends of the point of view we have of the secondary shape of the orbitosphenoid. We also noted under "contact of the palatine" under A that the absence of the frontal-palatine contact, as is found in the Oryzorictinae, Solenodontidae, Chrysochloridae and Erinaceidae, is another character probably dating from the secondary mammalian period. As has already been stated under A, the narrow frontal-orbitosphenoid contact may be a secondary character. In some of the Solenodontidae and the Erinaceinae the small frontal-orbitosphenoid contact probably is a secondary mammalian character

because these groups exhibit this character, also in the shape of the orbitosphenoid. As has been stated under B, the wide frontal-orbitosphenoid contact as it is present in some of the Centetinae may be a secondary character.

Summary of the Literature consulted.

In the literature I consulted I did not come across any statements, bearing on the subject to support my study on the contact-forms of the frontal.

FORAMINA.

A small supraorbital foramen occurs in the Tupaiidae (fig. 60), Oryzoricetinae and Erinaceidae. The Tupaiidae occasionally have more than one foramen, sometimes the rim is perforated. The classification of the nature of the supraorbital foramina is still an open question.

The literature dealing with this subject does not contain any statements to support the study of the foramina of the frontal, participating in the orbit.

ORBITOSPHEOID.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. Beside the orbitosphenoid there is a separate interorbital septum which lies in the cerebral cavity. This character is present in the Gymnurinae.

II. The orbitosphenoid has the appearance of a compound bone, i.e., beside the orbitosphenoid there is another little bone which does not form part of the palatine nor of the alisphenoid, frontal or parietal. This character may be present in the Centetinae (fig. 71).

III. The orbitosphenoid has a vertical position. This character is present in the Centetinae, Chrysochloridae, Erinaceidae and in most of the Talpidae.

IV. The orbitosphenoid has a position more slanting than that of the Reptiles but not horizontal. This character is present in the Tupaiidae, Macroscelididae and Solenodontidae. In the Potamogalinae the caudal part of the orbitosphenoid slants,

and in some of the Talpidae it is the dorsal part of the orbitosphenoid that is bent. The orbitosphenoid of the Solenodontidae is only little bent outwards.

V. The orbitosphenoid has a small extension. This character is present in the Centetidae (fig. 71), Chrysochloridae, Solenodontidae (fig. 72) and Erinaceinae. The orbitosphenoid of the Chrysochloridae is rather small.

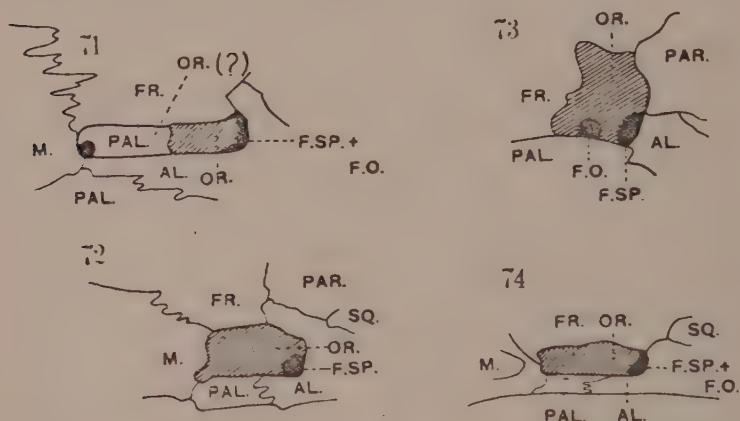


Fig. 71. *Centetes caudatus* Schreb., nat. size. Fig. 72. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 1\frac{1}{3}$. Fig. 73. *Tupaia ferruginea* Rafll., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 74. *Talpa europaea* L., $\times 2$.

VI. The orbitosphenoid has a large extension. This character is present in the Tupaiidae (fig. 73), Macroscelididae, Soricidae and Talpidae. The orbitosphenoid of the Gymnurinae is fair-sized.

VII. The orbitosphenoid has an elongated extension. This character is present in the Soricidae and Talpidae (fig. 74).

VIII. The orbitosphenoid has a high extension. This character is present in the Tupaiidae and Macroscelididae.

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position.

As has been stated in the introduction, a small orbitosphenoid may be an ancestral character but it may also date from after the origin of the Mammalia. In most Insectivora the frontal is small, which is probably an ancestral character; the same may

apply to the small-sized orbitosphenoid in the Insectivora above-mentioned, the medial part of the skull of the Insectivora indicating characters similar to those of the groups with a small orbitosphenoid. Only in the Centetinae and Erinaceinae has the frontal a markedly large extension. This enlargement is, however, restricted to the caudal part of the frontal and does not extend to the ventral, so that probably the orbitosphenoid in these Insectivora has not been influenced by the frontal, or only slightly. The small orbitosphenoid in the Insectivora might also be due to the palatine, which has extended in the dorsal direction. This may be the condition prevailing in the Potamogalinae and Chrysochloridae, but it is impossible for this to be the case in some of the Solenodontidae and the Erinaceinae, in which the palatine or orbitosphenoid is but a small bone. In the Centetinae a compound palatine occurs, which probably dates from after the origin of the Mammalia; it is however doubtful if the orbitosphenoid itself is a compound bone; if it is a single bone, the small orbitosphenoid may show an ancestral character. In some families of the Insectivora the orbitosphenoid has a vertical position, which is an ancestral character. An interorbital septum, which is partly located in the cerebral cavity is ancestral in that the skull contains an element which is homologous with an element of the orbitotemporal region of the Reptilia, but its position differs from that in the Reptilia.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

A large orbitosphenoid, of elongated shape, extending on to the lacrymal may be a primitive character in accordance with the "Anlage", if it is not supposed that the interorbital septum still remains in the orbitosphenoid. It is rare in the Insectivora and occurs only in the Soricidae and the Talpidae, which also in other respects exhibit primitive characters (see palatine). As has been stated in the introduction, an orbitosphenoid, the dorsal rim of which is more slanting than in the Reptilia may be a primitive or a secondary character. In the Talpidae, where it is present, it is probably a primitive character.

C. Characters of Shape, Size and Position which arose after the Origin of the Mammalia.

One of these characters may be a large orbitosphenoid, but this may also be a primitive character. The first mentioned con-

dition prevails in the Tupaiidae and the Macroscelididae, in which the orbitosphenoid does not extend on to or come near to the lacrymal. In the oral part of the skull these families exhibit primitive or ancestral characters: the frontal, the maxilla and the palatine are ancestral and primitive; only exceptionally the appearance of apophyses seems to point to changes that took place after the origin of the Mammalia. In these groups the enlargement of the cerebral cavity may, however, have started in the caudo-dorsal region of the skull and caused the extension of the orbitosphenoid. Enlargement of the cerebral cavity may also cause the upper margin of the orbitosphenoid to bend more outwards than in the Reptilia. This condition occurs in some Insectivora, viz., in the Tupaiidae, Macroscelididae, Solenodontidae, Potamogalinae and in some Talpidae. As has been stated under B a similar condition may also be a primitive character; it is, however, difficult to keep primitive and secondary characters distinct here. The position of the orbitosphenoid in the Tupaiidae, Macroscelididae and Potamogalinae is probably a secondary character. A small orbitosphenoid may be a character dating from the secondary mammalian period, but in the Insectivora it is probably ancestral, with the exception of the Potamogalinae and the Chrysochloridae in which it probably dates from after the origin of the Mammalia. An orbitosphenoid with a high extension may indicate a secondary character, this is probably the case in the Tupaiidae and in the Macroscelididae. The presence of a separate interorbital septum in the cerebral cavity may be an ancestral character or a character arisen after the origin of the Mammalia. In the Gymnurinae, where it is present it is not easy to decide which character it is.

Summary of the Literature consulted.

BROOM (1916) states the presence of a very small orbitosphenoid in the Chrysochloridae and ascribes this condition to degenerating influences. Hence he considers it a character which arose after the origin of the Mammalia. As has been stated under A a small orbitosphenoid may also be due to the extension of the palatine.

In my study of the shape, size and position of the orbitosphenoid, I did not come across any statements in literature which were of special aid to me in writing this paper.

CONTACT.

I. The orbitosphenoid-parietal contact is present in the Tupaiidae (fig. 75), Macroscelididae and in the Erinaceidae.

II. A wide orbitosphenoid-parietal contact is present in most of the Tupaiinae (fig. 75) and in the Gymnurinae (fig. 76).

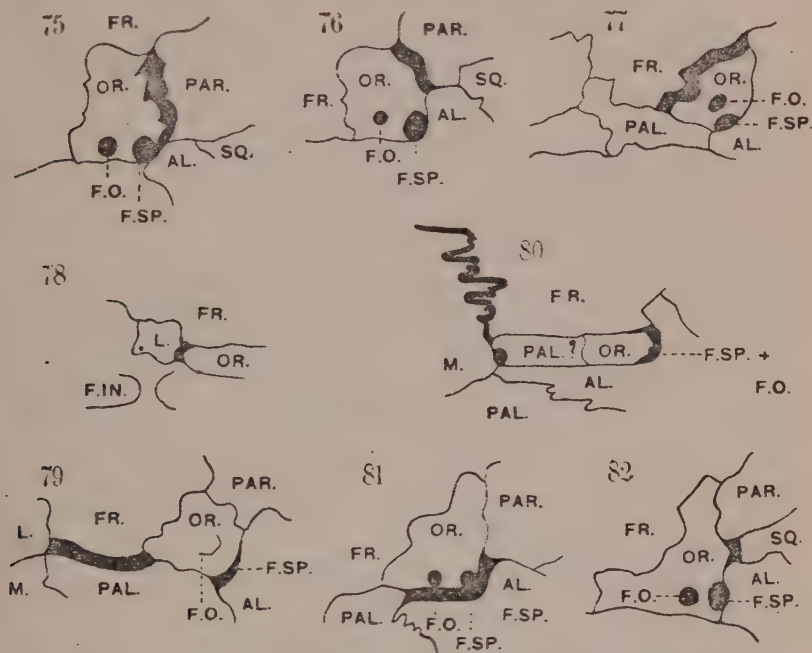


Fig. 75. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 76. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 77. *Rhynchocyon claudi* Thomas & Wroughton, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 78. *Talpa europaea* L., $\times 3$. Fig. 79. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 80. *Centetes ecaudatus* Schreb., nat. size. Fig. 81 and 82 *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$.

III. The orbitosphenoid-lacrimal contact is present in some skulls of the Soricidae and Talpidae (fig. 78). When present in these skulls, this contact is only narrow.

IV. The orbitosphenoid-frontal contact is distinctly wide. This contact which is present in all the Insectivora is wide in the Tupaiidae, Macroscelididae (fig. 77), in some Centetinae, Soricidae and Talpidae. In the Tupaiidae and Macroscelididae this contact is wide because the orbitosphenoid is rather high.

V. The orbitosphenoid-frontal contact has been reduced by the palatine. This occurs in the Tupaiidae (fig. 79), Macroscelididae, in most of the Centetidae, in some of the Solenodontidae, in a few of the Erinaceinae, and in some of the Soricidae and Talpidae. In most of the Soricidae and Talpidae and in some of the Centetidae the orbitosphenoid-frontal contact is only slightly reduced.

VI. The orbitosphenoid-frontal contact has been reduced by the maxilla. This is present in the Centetinae (fig. 80) and the Oryzorictinae, sometimes, however, over a small distance; in the Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceidae and in most of the Talpidae over a small distance.

VII. The orbitosphenoid-basisphenoid contact is present in all the Insectivora.

VIII. The orbitosphenoid-alisphenoid contact is present in all the Insectivora (fig. 81).

IX. The basal part of the orbitosphenoid has contact with the alisphenoid. This is present in the Tupaiidae (fig. 81), Macroscelididae, Centetidae, Solenodontidae, Chrysochloridae, Erinaceidae and in most of the Soricidae and Talpidae. In the Tupaiidae, Macroscelididae and Gymnurinae this contact is but narrow.

X. The orbitosphenoid has contact with the alisphenoid caudally. This character is present in all the Insectivora (fig. 81).

XI. The orbitosphenoid-squamosal contact is present in most of the Tupaiinae (fig. 82).

XII. The orbitosphenoid-maxilla contact is present in the Centetinae (fig. 80) (provided there is a composed orbitosphenoid), Oryzorictinae, in the Solenodontidae (fig. 72) with a few exceptions and in the Chrysochloridae, Erinaceidae (fig. 83) and in some of the Talpidae (fig. 74).

XIII. The orbitosphenoid-palatine contact is present in all the Insectivora. In the Centetinae, however, only if there is a composed palatine, the dubious separate element not belonging to the orbitosphenoid but to the palatine.

A. Ancestral characters of contact.

The orbitosphenoid-basisphenoid contact is an ancestral character. It occurs in all the Mammalia so it cannot typify the

skulls of the Insectivora. Another ancestral character is the orbitosphenoid-frontal contact, provided the orbitosphenoid is small, this being its ancestral shape. The narrow orbitosphenoid-frontal contact may also be a secondary character. As we mentioned under "shape, size and position of the orbitosphenoid", the small orbitosphenoid of the Erinaceinae and some of the Solenodontidae probably has an ancestral shape and consequently the orbitosphenoid-frontal contact is ancestral in these groups. If the alisphenoid is homologous with the reptilian alisphenoid, the so-called laterosphenoid, the alisphenoid-orbitosphenoid contact is probably an ancestral character as has been stated in the Introduction. Another ancestral character is the orbitosphenoid-parietal contact, which occurs in the Tupaiidae and the Macroscelidinae, which groups have other ancestral characters besides and in the Erinaceidae.

B. Primitive characters of contact.

If we can assume a primitive orbitosphenoid to extend on to the lacrymal both the wide orbitosphenoid-frontal and the orbitosphenoid-lacrymal contact are primitive. The first condition prevails in the Talpidae and in the Soricidae, which groups exhibit primitive characters also in other respects (see palatine). The wide orbitosphenoid-frontal contact of the Tupaiidae and Macroscelididae probably belongs to an orbitosphenoid with secondary characters, and very likely is secondary itself. Among the Talpidae and Soricidae the orbitosphenoid-lacrymal contact occurs, but rarely. Another primitive character is the contact between the orbitosphenoid basally and the alisphenoid and between the orbitosphenoid and the palatine. This character is present in most of the Insectivora.

C. Characters of contact which arose after the Origin of the Mammalia.

One of these characters is the contact between the caudal and oral margin of the orbitosphenoid and the alisphenoid. These contacts may be caused by the extension of the alisphenoid in the upward or in the oral direction. The contact of the alisphenoid with the caudal side of the orbitosphenoid is a general secondary character in the Insectivora. In some families of the Insectivora, there is contact between the orbitosphenoid and the maxilla, which may be due either to the extension of the

orbitosphenoid or to the enlargement of the maxilla. The latter condition is probably the one prevailing in the Insectivora; only in the Talpidae this contact may also be caused by the primitive large extension of the orbitosphenoid into the orbit. Another character dating from after the origin of the Mammalia is the narrowed orbitosphenoid-frontal contact, which is reduced by the palatine-frontal contact, and which is caused by the extension of the palatine upwards; such a contact is present in some of the Solenodontidae and in the Erinaceinae. Another cause of the reduction of the orbitosphenoid-frontal contact may be the dorsal extension of the maxilla, which is another condition dating from after the origin of the Mammalia. If we cannot assume that the primitive orbitosphenoid extends on to the lacrymal these characters may also be primitive. The orbitosphenoid-frontal contact reduced by the palatine-frontal contact occurs in the Tupaiidae and Macroscelididae, skulls with a large orbitosphenoid, in the Centetinae, which have a small orbitosphenoid and in some of the Talpidae, but here the palatine-frontal contact is a very narrow one. As has been stated above in the description of the shape of the orbitosphenoid, the orbitosphenoid in the Insectivora is variable in form and position: the fact that this orbitosphenoid-frontal contact, which is reduced by the palatine-frontal contact, occurs in the Talpidae, which have a primitive orbitosphenoid, seems to label it secondary mammalian in many groups with a rather large orbitosphenoid, among others in the Tupaiidae and Macroscelididae. As has been mentioned under "Frontal-contact" the wide orbitosphenoid-frontal contact as it is present in some of the Centetinae may be called secondary.

As has been stated in the introduction the orbitosphenoid-squamosal contact dates from after the origin of the Mammalia. As has been stated under "shape, size and position of the orbitosphenoid" the large orbitosphenoid in the Tupaiidae probably arose after the origin of the Mammalia and it is very likely, that the orbitosphenoid-squamosal contact in the Tupaiinae is a secondary character. The wide orbitosphenoid-parietal contact, as it is present in the Tupaiinae and Gymnurinae, may also be a secondary mammalian character, caused by the extension of the cerebral cavity. If the primitive orbitosphenoid has contact with the lacrymal, the rupture of this contact may be secondary as is the case in most of the Insectivora, some of the Soricidae and Talpidae excepted.

Summary of the Literature consulted.

In the literature I consulted I did not find any statements which specially supported me in my study of the various contact-forms of the orbitosphenoid.

FORAMINA.

I. The optic foramen lies on the caudal side of the orbitosphenoid. This character is present in the Oryzorictinae, Chrysokloridae and Gymnurinae (fig. 83).

II. There is neither a separate optic foramen nor a separate sphenorbital foramen, but one optic-sphenorbital foramen. This character is present in the Centetinae (fig. 71) and in most of the Soricidae and Talpidae (fig. 74).

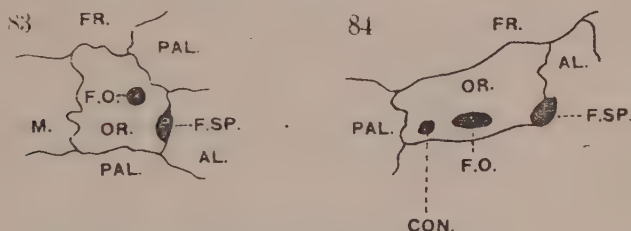


Fig. 83. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 1\frac{1}{2}$.

Fig. 84. *Rhynchocyon petersi* Bocage, $\times 1\frac{1}{2}$.

III. There is a communication between the two orbits but not or not only through the optic foramen. This character is present in the Rhynchocyoninae (fig. 84) in which two perforations are present.

IV. There is a communication between the two orbits through the optic foramen. This character is present in the Tupaiidae, Rhynchocyoninae (fig. 84) and Gymnurinae. As has already been stated under III there is a second communication between the two orbits present in the Rhynchocyoninae.

A. Ancestral characters of the foramina.

The presence of the optic foramen on the caudal side of the orbitosphenoid is probably an ancestral character.

The two orbits being connected by a foramen opticum may be another ancestral character.

As has been stated in the introduction a common foramen opticum-sphenorbitale may be a primitive, a secondary or an ancestral character. The orbitosphenoid having its primitive shape in the families in which a similar foramen occurs, viz., in the Soricidae and the Talpidae, this common foramen is probably a primitive character. On the other hand it is probably ancestral in the Centetinae, in which the small-sized orbitosphenoid seems to have its ancestral shape. Another ancestral condition may be the perforation of the wall separating the orbits by another foramen, not the foramen opticum, which seems to correspond to the condition in which the orbitosphenoid and the interorbital septum have coalesced. A similar perforation only occurs in the Rhynchocyoninae exhibiting ancestral characters also in other respects.

B. Primitive characters of the foramina.

As has been stated above under A the common foramen opticum-sphenorbitale, which occurs among the Soricidae and the Talpidae, is probably a primitive character.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

One of these characters may be a perforation of the orbit caused by the deepening of the orbit. As has been stated under A this condition is probably not the case in the Insectivora. The presence of one common foramen opticum-sphenorbitale may be another character dating from after the origin of the Mammalia, caused by the diminishing of the orbitosphenoid. In the insectivora where it is present, this is not the case and as has been mentioned under A and B, this character is probably ancestral or primitive in the Insectivora, where it is present.

Summary of the Literature consulted.

PARKER (1885) states the absence of the separate foramen opticum in *Rhynchocyon*, which statement I cannot ratify. This author also states the presence of a common opening in the chondrocranium of the Insectivora, in which the foramen opticum and the foramen sphenorbitale have coalesced. This supports the statement made under A as to the primitive date of this condition in the Insectivora, in the families where it occurs.

According to NOORDENBOS (1904) the division between the foramen opticum and the fissura sphenorbitalis is temporarily incomplete in the "Anlage" of the orbitosphenoid in *Talpa*. This statement is in harmony with what I found in some Talpidae, viz., usually a common foramen opticum-sphenorbitale.

CARLSSON (1909) states the presence of a common foramen opticum-sphenorbitale in *Rhynchocyon*; whereas I found a separate foramen opticum.

According to MICHELSSON (1922) and HENCKEL (1928) there is a separate foramen opticum present in *Erinaceus*, as well as in *Talpa*, from which statement we might infer that this condition may also date from after the origin of the Mammalia.

WEBER (1928) states the presence of a foramen opticum-sphenorbitale in various Macroscelididae among others. With the exception of this latter statement the results of my investigations are in harmony with his descriptions.

ALISPHENOID.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. The alisphenoid has only a minor share in forming the medial wall of the orbit. This character is present in the Tupaiidae (fig. 85), Macroscelididae, Chrysochloridae, Solenodontidae and in the Erinaceidae. In the Solenodontidae this character is not so distinct.

II. The alisphenoid is small and is located chiefly in the basal part of the medial wall of the orbit. This character is present in the Tupaiinae (fig. 85), in most of the Macroscelidinae, in the Chrysochloridae, Solenodontidae (fig. 90-92), and Erinaceidae.

III. The alisphenoid is small and has a relatively large extension in the dorsal part of the medial wall of the orbit. This character is present in the Rhynchocyoninae (fig. 86) and Solenodontidae.

IV. Compared with the other elements of the orbit the alisphenoid has a large extension in the medial wall of the orbit. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 88), Centetidae (fig. 87), Soricidae and Talpidae (fig. 89).

V. The alisphenoid is large and lies chiefly in the basal part of the medial wall of the orbit. This character is present in the Centetidae (fig. 87), Soricidae and Talpidae (fig. 89).

VI. The alisphenoid is a large bone, which lies partly in the basal part of the medial wall of the orbit, partly in its dorsal part. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 88) and Soricidae.

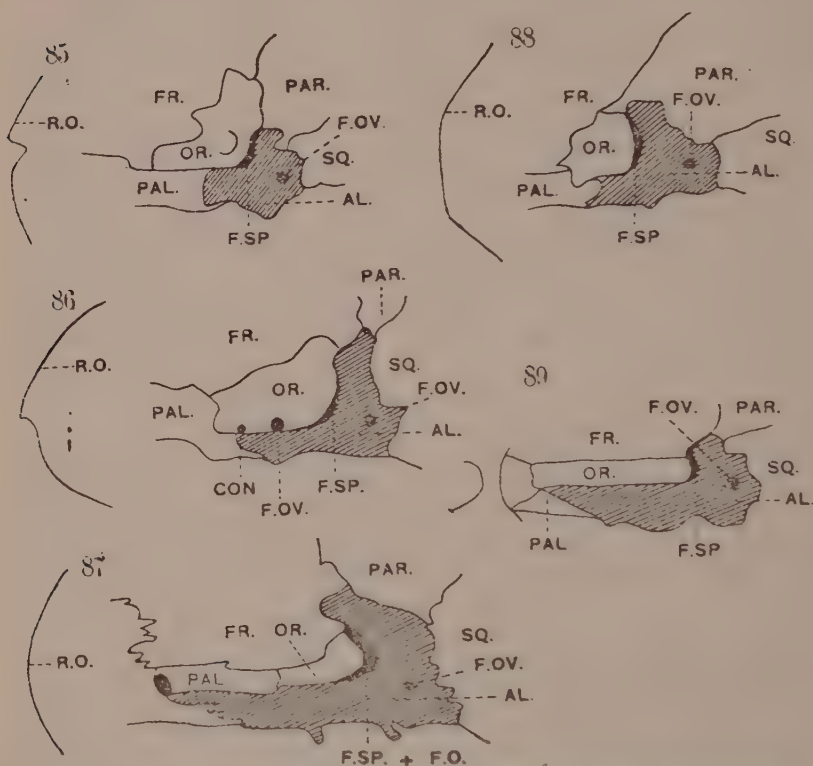


Fig. 85. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 86. *Rhynchocyon petersi* Bocage, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 87. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 88. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 89. *Talpa europaea* L., nat. size.
In fig. 86 instead of the left f. ov. to be read f. o.

VII. The alisphenoid is larger than the orbitosphenoid. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 88), Centetidae (fig. 87), Chrysochloridae, Solenodontidae (fig. 90-92), Erinaceinae, Soricidae and Talpidae (fig. 89).

VIII. The alisphenoid is provided with crests. This character is present in the Erinaceidae.

IX. The alisphenoid expands vertically⁴. This character is present in the Centetidae, Soricidae and Talpidae.

X. The margin of the dorsal part of the alisphenoid is bent outwards. This character is present in the Tupaiidae, and in the Rhynchocyoninae in the oral part of the alisphenoid.

XI. The margin of the dorsal part of the alisphenoid is bent outwards. This character is present in the Macroscelididae, Solenodontidae, Chrysochloridae and Erinaceidae.

A. Ancestral characters of Shape, Size and Position.

As has been stated in the introduction GAUPP (1902), DE BEER (1926) and KESTEVEN (1918) consider a small-sized alisphenoid an ancestral character. According to GAUPP the alisphenoid is restricted to the basis; according to the two other authors it extends also more dorsally and vertically. As we have seen in the introduction the "Anlage" seems to indicate that the primitive alisphenoid is large, i.e., not high but distinctly long. According to GREGORY and NOBLE (1924) the alisphenoid has a markedly large size in the ancestors, though it is also possible that the alisphenoid has extended as a secondary character (see C).

It is therefore difficult to decide to which group of characters the shape and size of the alisphenoid in the Insectivora belongs. As has been stated in the description of the shape and size of the frontal many ancestral and primitive characters have been preserved in the medial part of the skull in the Insectivora. The caudal part of the skull may firstly have been modified after the origin of the Mammalia. The squamosal being markedly large in many Insectivora, which may be due to a distinct extension of the cerebral cavity, and the position in the orbit in many Insectivora being more or less near the caudal part of the skull, this part of the skull may have undergone some modifications, which seems to indicate that the alisphenoid in the Insectivora does not exhibit only ancestral characters. In some groups the basal part of the skull has also been modified: the small size of the alisphenoid in the Erinaceidae may for instance date from the secondary mammalian period, the palatine being also small-sized in these skulls. On the other hand the small-sized basally located alisphenoid in the Tupaiinae, Macroscelidinae, Solenodontidae and Chrysochloridae may have its ancestral shape and size, the sur-

rounding bones (see frontal of these groups and orbitosphenoid of the Solenodontidae) also exhibiting ancestral characters.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

One of these characters is an alisphenoid which, in accordance with the "Anlage", is large-sized and though not high is distinctly long. In the Insectivora where a similar large-sized alisphenoid occurs it is, however, difficult to decide whether its large size can be traced back to its primitive "Anlage" (see A). The fair-sized alisphenoid in the Soricidae and Talpidae may be primitive, the bones surrounding the alisphenoid also exhibiting primitive characters (see palatine and orbitosphenoid). A primitive character may also be an alisphenoid, the dorsal margin of which is bent outwards; the position of the alisphenoid of the Insectivora, however, is very variable and can hardly characterize this order.

C; Characters which arose after the origin of the Mammalia.

As has been stated in the description of the ancestral characters of the alisphenoid the characters of the alisphenoid are difficult to classify. As has been noted under A opinions vary on the subject; moreover a large- and a small-sized alisphenoid may be due to the secondary changes after the origin of the Mammalia. A small alisphenoid may be caused by the extension of the palatine in the caudal direction, which palatine was influenced by the maxilla extending in the caudal direction, reducing the palatine and pushing it in the caudal direction. Similar conditions may prevail in some skulls of the Insectivora where the palatine lies basal to the alisphenoid (see palatine), such as in the Erinaceidae. Enlargement of the ventral part of the cerebral cavity may cause the extension of the alisphenoid into the medial wall of the orbitotemporal region of the skull, of which the Ptilocercinae and the Centetinae possibly afford an instance. In the latter groups the position of the alisphenoid is fairly advanced in the oral direction in the medial wall of the orbitotemporal region of the skull (fig. 87 and 88), which condition also probably dates from the secondary mammalian period. Enlargement of the cerebral cavity can also bring about a change in the position of the alisphenoid and can cause its dorsal margin to bend outwards, as is the case in many Insectivora. A second-

ary character may also be the vertical position of the dorsal margin of the alisphenoid or the alisphenoid of which the margin is bent inwards. As already stated under B the position of the alisphenoid in the Insectivora is very variable and can hardly characterize this order. An alisphenoid which is larger than the orbitosphenoid may be a secondary character. It is, however, present in Insectivora, which possess characters of different nature of the alisphenoid; so it may be that this difference in size is due to a secondary reduction of the orbitosphenoid. The appearance of crests upon the alisphenoid of the Erinaceidae is a secondary character, probably arisen to serve for the attachment of special muscles.

Summary of the Literature consulted.

PARKER (1885) describes the development of the alisphenoid of most of the Insectivora of which the names are already mentioned under "lacrymal". It is, however, difficult to conclude any characters as to the shape, size and position of the alisphenoid from these statements. The "Anlage" of *Erinaceus europaeus* L. has an alisphenoid with a broad basis which is in harmony with the shape and size in the adult skull as I found it in the Erinaceidae. In *Sorex vulgaris* L. PARKER found a small alisphenoid whereas I can only state the presence of an alisphenoid in the Soricidae which is large in proportion to the other elements of the skull. This author's article also contains some remarks on the adult skull of *Centetes caudatus* Schreb., in which, according to him, the alisphenoid has been crowded down; in my investigations I found an alisphenoid in the Centetinae which is chiefly located in the basal part of the wall of the orbit. As has been stated in the enumeration of the characters, a large alisphenoid probably arose after the origin of the Mammalia; from PARKER's statement we can conclude that its basal position in the Centetinae is another character which dates from the secondary mammalian period. Moreover PARKER remarks generally about the alisphenoid in the skull of the Insectivora that in this condition it is a modification of the alisphenoid in the Marsupialia. This, however, is not in harmony with my investigations; the Marsupialia and the Insectivora exhibit great differences in the shape, size and position of the alisphenoid so that it cannot be typified by a special group of characters; nor can its shape be deducted from the alisphenoid in the Marsupialia.

BROOM (1916) records a marked alisphenoid in *Chrysochloris*. In my researches I found an alisphenoid which is small in proportion to the other elements of the skull.

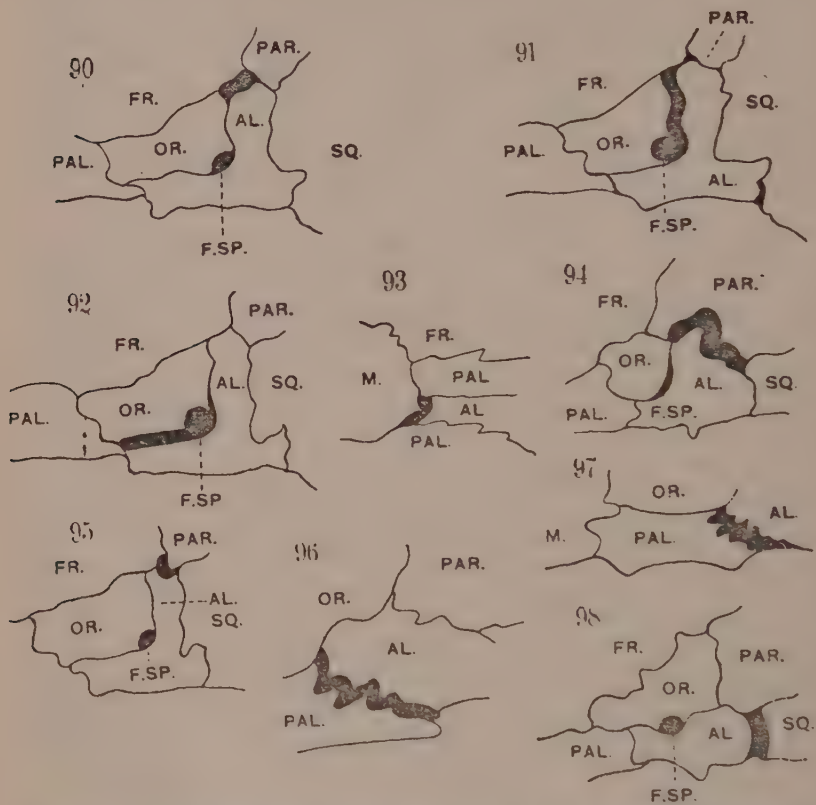


Fig. 90, 91 and 92. *Solenodon cubanus* Peters, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 93. *Centetes ecaudatus* Schreb., $\times 2$. Fig. 94. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 95. *Rhynchocyon petersi* Bocage, $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 96 and 97. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 98. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$.

LE GROS CLARK (1925) calls the alisphenoid in the Tupaiidae in general primitive because of the presence of a tympanic wing. It will not do to call the alisphenoid in the Tupaiidae only primitive, as it may also exhibit ancestral characters. Moreover, I found differences in the shape, size and position of the alisphenoid in the Tupaiinae and the Ptilocercinae.

CONTACT.

I. Contact of the alisphenoid with the basisphenoid is present in all the Insectivora.

II. The alisphenoid has a wide contact with the basis cranii. This is present in the Ptilocercinae, Centetinae, Erinaceidae and Talpidae.

III. The alisphenoid-frontal contact caudal to the orbitosphenoid is present in all the Insectivora (fig. 90), except the Tupaiidae (fig. 94, 98), Macroscelidinae and most Erinaceinae (fig. 96, 97).

IV. The alisphenoid has contact with the caudal side of the orbitosphenoid. This is present in all the Insectivora (fig. 91).

V. Contact of the alisphenoid with the basal part of the orbitosphenoid is present in the Tupaiidae, Macroscelididae, Centetidae (fig. 87), Solenodontidae (fig. 92), Chrysochloridae, Erinaceidae, Soricinae and among the Crocidurinae in *Chimarrogale styani* Gray, and in the Talpidae. In the Tupaiidae, Macroscelididae and Gymnurinae this contact is but narrow.

VI. The alisphenoid-maxillary contact as a narrow contact is present in some of the Centetinae.

VII. The alisphenoid has a wide contact with the parietal. This is present in the Ptilocercinae (fig. 88, 94), Centetidae (fig. 87), Chrysochloridae and Gymnurinae.

VIII. The alisphenoid has a narrow contact with the parietal. This is present in the Tupaiinae, Macroscelididae (fig. 95), Solenodontidae (fig. 90-92), Erinaceidae (fig. 96), in some of the Soricidae and Talpidae (fig. 89).

IX. The alisphenoid-palatine contact is present in all the Insectivora (fig. 96).

X. The alisphenoid-palatine contact is irregular. This occurs in the Tupaiidae, Rhynchocyoninae, Centetidae, Chrysochloridae, Erinaceidae (fig. 97) and Talpidae. In the Ptilocercinae, Chrysochloridae, Gymnurinae and in the Talpidae there are only small curves.

XI. The palatine has contact with the basal side of the alisphenoid. This is present in most of the Tupaiinae, Macrosceli-

dinae, Centetidae, Erinaceidae (fig. 97) and Soricidae. In most of these skulls there is only a narrow contact.

XII. The alisphenoid-squamosal contact is present in all the Insectivora (fig. 98).

A. Ancestral characters of contact.

If we take GREGORY and NOBLE's (1924) statements as a basis for the ancestral characters, the alisphenoid-frontal contact is an ancestral character. It occurs in the Solenodontidae, Chrysochloridae and Rhynchocyoninae, in which the alisphenoid is rather small, and in the Centetidae, Soricidae and Talpidae in which the alisphenoid is fair-sized. As has been stated under "shape, size and position of the alisphenoid" the shape of this alisphenoid in the Insectivora cannot be typified; nor can the alisphenoid-frontal contact. I can see no good reason for typifying as ancestral a contact which occurs in skulls that are so widely divergent. Moreover the caudal part of the skull of many Insectivora rather indicates characters dating from the secondary mammalian period (see "shape, size and position" of the alisphenoid in the Insectivora); nor does this contact occur in the Tupaiidae and the Macroscelidinae which in many respects exhibit ancestral characters. The orbitosphenoid-parietal contact, which is present in these two groups, for instance is also ancestral. GREGORY and NOBLE consider the alisphenoid-squamosal contact an ancestral character. This contact being a general character in all the Mammalia, it is not typical of the Insectivora. According to these authors, the alisphenoid-parietal contact is also ancestral, which opinion is shared by KESTIVEN; GREGORY and NOBLE's figures indicate a wide contact. As in the case of the alisphenoid-frontal contact, the ancestral date of this contact is doubtful, the wide alisphenoid-parietal contact occurring in skulls which in other respects exhibit few ancestral characters in the caudal part of the orbit. In my opinion, the small alisphenoid-parietal contact may also be supposed to be ancestral, as this contact is mostly present in skulls which possess a small ancestral alisphenoid, such as the Tupaiinae and Macroscelididae. As will be mentioned under B, this contact may also be primitive. In the Tupaiinae and Macroscelididae this contact is probably ancestral. If we assume the mammalian alisphenoid to be homologous with the reptilian laterosphenoid, the alisphenoid-orbitosphenoid contact is ancestral; if the alisphenoid of the Mammalia

is homologous with the processus basipterygoideus or with the epipterygoid, this contact is primitive. Ancestral is the contact of the alisphenoid with the basis, except when the alisphenoid is homologous with the epipterygoid.

B. Primitive characters of contact.

In accordance with the "Anlage" a wide contact with the basis is a primitive character; it occurs in some small groups. A very narrow alisphenoid-parietal contact may be another primitive character, the reduction of this contact being due to the low basal position of the alisphenoid and to the contact between the primitive orbitosphenoid and the parietal. I found a similar narrow contact in some of the Soricidae and Talpidae which exhibit primitive characters in the shape and size of the alisphenoid, in the Erinaceidae, with secondary characters of the shape of the alisphenoid, and in the Tupaiidae, Macroscelididae and Solenodontidae, in which the alisphenoid has its ancestral shape; it is therefore doubtful if this contact is primitive or ancestral. The alisphenoid-orbitosphenoid contact may be called ancestral or primitive according to a special homology, i.e., alisphenoid homologous with epipterygoid, as was mentioned under A. In accordance with the "Anlage" the contact between the alisphenoid and the basal part of the orbitosphenoid is a primitive character, which occurs in many Insectivora. In most of the Insectivora, where it is present, it is, however, narrow. As has been stated above with respect to the alisphenoid-frontal contact, the alisphenoid has probably retained its ancestral shape in these groups. Under A we have noted that GREGORY and NOBLE (1924) consider the alisphenoid-squamosal contact an ancestral character; in accordance with the "Anlage" it might also be primitive. Contact between the palatine and the oral side of the alisphenoid is primitive. This contact occurs in all Insectivora and is not characteristic.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

As has been noted under A, previous investigators term the alisphenoid-frontal contact an ancestral character. In my opinion, however, it probably dates from the secondary mammalian period and owe its origin to the caudal part of the skull having been modified after the origin of the Mammalia and the alisphenoid

having extended and consequently obtained contact with the frontal secondarily.

Another contact dating from after the origin of the Mammalia is the irregular alisphenoid-palatine contact, which is due to the caudal extension of the palatine and the oral extension of the alisphenoid. This character is present in most Insectivora.

A large dorsal extension of the alisphenoid may cause a wide alisphenoid-parietal contact and a narrow contact with the basis; the oral extension of the alisphenoid can give rise to the alisphenoid-maxilla contact. Consequently these three latter contacts may date from after the origin of the Mammalia.

The alisphenoid of the Insectivora, indicating secondary characters in the caudal part of the orbit is in many cases characterized by the above-mentioned contacts. The alisphenoid-maxilla contact, however, occurs in the Centetinae only. As has been noted under A, the wide alisphenoid-parietal contact is, however, according to GREGORY and NOBLE, an ancestral character.

Summary of the Literature consulted.

In literature I found little to support me specially in my study of the various contact-forms. The dates of GREGORY and NOBLE (1924) have already been noted in the introduction under "Alisphenoid".

FORAMINA.

I. The foramen sphenorbitale lying between the alisphenoid and orbitosphenoid is present in all the Insectivora. The optic nerve passing through the sphenoidal fissure, occurs in the Centetinae (fig. 87) and usually in the Soricidae and Talpidae.

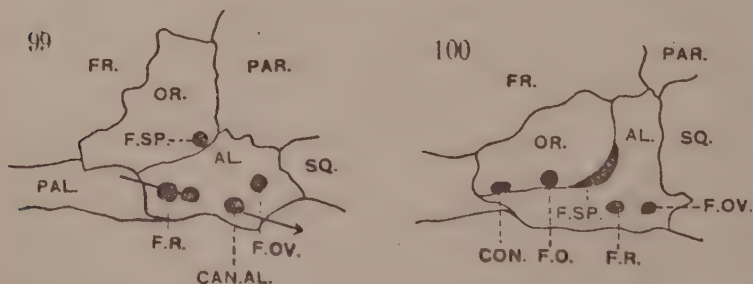


Fig. 99. *Tupaia ferruginea raviana* Lyon, $\times 2$. Fig. 100. *Rhynchocyon petersi* Bocage, $\times 1\frac{1}{2}$.

II. There is a foramen ovale which lies outside the alisphenoid present in the Soricidae.

III. There is a foramen ovale which lies in the alisphenoid present in all the Insectivora (fig. 85, 86, 87, 88, 89, 99 and 100) with the exception of the Soricidae.

IV. There is an alisphenoid canal present in the Tupaiinae (fig. 99), Macroscelidinae, Gymnurinae and Centetinae. In the Centetinae there is one common opening for the foramen rotundum and the alisphenoid canal.

V. There is a foramen rotundum in the alisphenoid present among the Tupaiinae in *Dendrogale frenata* Gray and *Tupaia ferruginea raviana* Lyon (fig. 99), in the Rhynchocyoninae (fig. 100), Potamogalinae, Solenodontidae, Chrysochloridae and Talpidae.

A. Ancestral characters of the foramina.

The presence of a foramen sphenorbitale lying between the alisphenoid and the orbitosphenoid is an ancestral character. This, however, is a general character for the Mammalia and cannot typify the Insectivora.

As has already been mentioned under the "foramina of the orbitosphenoid" the common foramen opticum-sphenorbitale may be an ancestral, a primitive or a secondary character.

B. Primitive characters of the foramina.

The foramen ovale, which is located on the outer side of the alisphenoid may be primitive, which is in accordance with the "Anlage". As has been mentioned under "shape, size and position of the alisphenoid", the alisphenoid of the Soricidae, where the foramen ovale is located in this way, is probably primitive, and consequently the foramen ovale may have the same character.

C. Characters which arose after the origin of the Mammalia.

A foramen ovale which is not located on the outer side of the alisphenoid, a separate foramen rotundum and a canalis alisphenoidus are all characters which are of frequent occurrence in the Insectivora and probably date from the secondary mammalian period. The fact that these foramina occur in many skulls

seems to indicate that these modifications in the secondary mammalian period are typical for the alisphenoid of the *Insectivora*, at least for its caudal part.

Summary of the Literature consulted.

According to CARLSSON (1922) the foramen opticum, the foramen sphenorbitale and the foramen rotundum are located close to each other in the *Tupaïidae*, which she considers a point of resemblance with the *Prosimiae*. The results of my investigations are in harmony with this statement, but I cannot find in them an agreement between the characters of the *Tupaïidae* and the *Prosimiae*.

JUGAL.

SHAPE, SIZE AND POSITION.

I. The jugal is anteriorly unabbreviated by a zygomatic process of the maxilla. This character is present in the *Tupaïinae* (fig. 109) and *Macroscelididae* (fig. 101). In the last group it is the dorsal part of the jugal, that is unabbreviated, the maxilla having a slight extension in the basal part of the jugal.

II. The jugal is anteriorly shortened by a zygomatic process of the maxilla. This character is present in the *Ptilocercinae* (fig. 102), *Erinaceidae* and *Talpidae* (fig. 103 and 110). If there is a jugal present in the *Chrysochloridae*, this is shortened by a zygomatic process. In the *Macroscelididae* the jugal is only shortened in the basal rostral part.

III. The jugal is posteriorly shortened by a zygomatic process of the squamosal. This character is present in all the *Insectivora* which possess a jugal (fig. 101, 102, 103 and 104).

IV. The jugal is a small bone, which is anteriorly shortened by the zygomatic process of the maxilla and posteriorly by the zygomatic process of the squamosal. This character is present in the *Ptilocercinae* (fig. 102), *Erinaceidae* (fig. 107) and *Talpidae* (fig. 103), perhaps in the *Chrysochloridae* and partly in the *Macroscelididae*.

V. The jugal is narrow in dorso-ventral direction. This character is present in the *Tupaïidae* (fig. 102), *Macroscelididae* (fig.

101), Erinaceidae (fig. 107) and Talpidae (fig. 103). In the Tupaiidae, the part lying behind the postorbital process and in the Macroscelididae the caudal part of the jugal only is narrow.

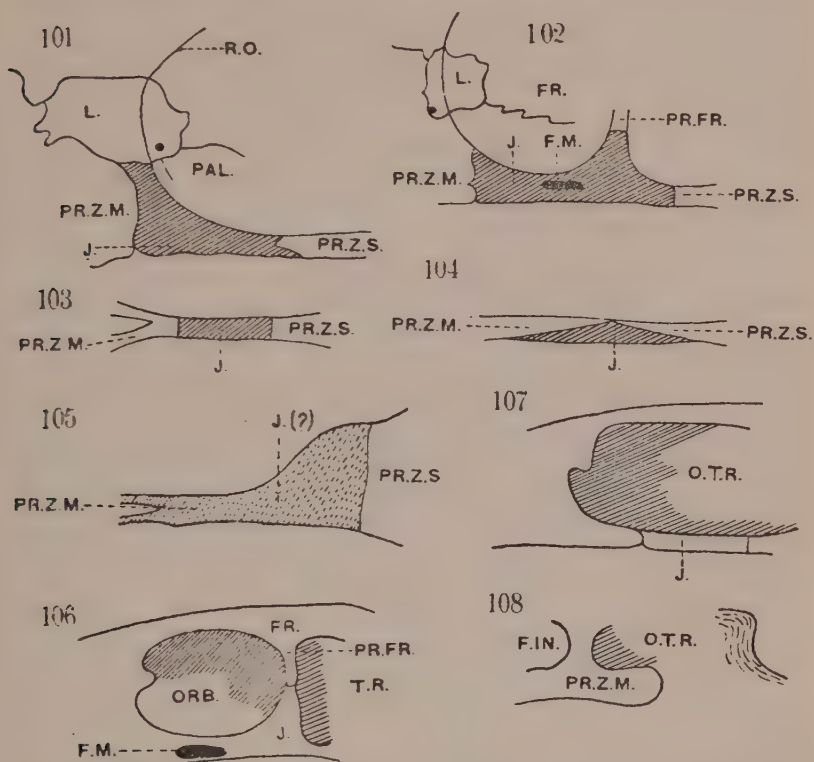


Fig. 101. *Rhynchocyon claudi* Thomas & Wroughton, $\times 2$. Fig. 102. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$. Fig. 103. *Talpa europaea* L., $\times 2\frac{1}{2}$. Fig. 104. *Gymnura rafflesii* Hors. et Vig., $\times 2$. Fig. 105. *Chrysochloris amblysomus* L., $\times 2$. Fig. 106. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 107. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 108. *Potamogale velox* Du Chaillu, $\times 2$.

VI. The jugal has no share in bounding the glenoid cavity. This occurs in all the Insectivora which possess a jugal (fig. 101, 102 and 103).

VII. The jugal is a small bone, which does not form part of the upper margin of the zygoma. This is present in the Gymnurinae (fig. 104).

VIII. The jugal is absent. This is the case in the Centetinae, Oryzoricinae, Potamogalinae (fig. 108), Solenodontidae, Soricidae, and perhaps in all Chrysochloridae (fig. 105).

IX. The orbit is open, i.e., caudal to the orbit there is no bony bar between the zygoma and the frontal. This is present in all the Insectivora (fig. 107) with the exception of the Tupaiidae.

X. The orbit is closed, i.e., caudal to the orbit there is a bony bar between the zygoma and the frontal. This is present in the Tupaiidae (fig. 102, 106).

A. Ancestral characters of shape, size and position.

According to WILLISTON (1925) the jugal in its ancestral shape is broad, i.e., both high and unabbreviated; HOGBEN (1919), on the other hand, assigns these characters to its primitive shape and considers a narrow jugal a condition which arose after the origin of the Mammalia. The latter condition, i.e., a narrow, low jugal, WEBER (1928) considers an ancestral character. The above opinions being so much at variance, a classification of the characters of the shape, size and position of the jugal will prove a difficult task. A rostrally broad jugal, that is unabbreviated occurring in families which exhibit ancestral characters in the oral part of the orbit, viz., in the Tupaiinae and among the Macroscelididae (see lacrymal, palatine and maxilla), a similar shape of the jugal may be an ancestral condition. As has been stated under "ancestral characters of the frontal", a bony bar caudal to the orbit may be ancestral, if this bony bar contains a separate element. We have also noted that this is the condition prevailing in some Tupaiinae, but in most Tupaiinae and also in the Ptilocercinae the bony bar located caudally to the orbit does not contain a separate element. This latter condition is probably primitive or perhaps one that arose after the origin of the Mammalia. Another ancestral character is a jugal which is one of the bones constituting the joint cavity; it does not occur in any of the Insectivora.

B. Primitive characters of Shape, Size and Position.

As has been stated under A, the bony bar caudal to the orbit without a separate element in the Tupaiidae may be a primitive character which is probably the case here. It is very diffi-

cult to characterize the bony bar caudal to the orbit. For as has been mentioned in the introduction, it may be also a secondary character according to FUCHS and WEBER. If it may be assumed that the bony bar caudal to the orbit is an ancestral character, then the open orbit is a primitive character, which character is present in most of the Insectivora.

Another primitive character is a jugal which is unabbreviated by a zygomatic process either on the oral or on the caudal side; it never occurs, however, in the Insectivora.

C. Characters of Shape, Size and Position which arose after the Origin of the Mammalia.

The jugal which is abbreviated orally by a zygomatic process of the maxilla, or caudally by a similar process of the squamosal, shows characters which arose after the origin of the Mammalia. The former occurs in the *Ptilocercinae*, the *Erinaceidae* and the *Talpidae* and perhaps in some of the *Chrysochloridae*. The latter is a general character in the Insectivora, which possess a jugal. This condition may even culminate in the jugal being excluded from the dorsal margin of the zygoma by the two processes; this occurs in the *Gymnurinae*. A narrow, i.e., a low jugal may also arise after the origin of the Mammalia. In the Insectivora a similar shape of the jugal may be due to the masticatory function. This order shows a marked development of the oral part of the skull to which the masticatory muscles are attached, the jugal possibly being influenced by the extension of the oral part of the skull and reduced to a small bone. As has been mentioned in the introduction a vertically high jugal may be an ancestral, a primitive or a secondary character. In the *Tupaïidae* and the *Macroscelididae* it probably is an ancestral character. The digging mode of life of many Insectivora may also have caused flattening of both sides of the skull and consequent narrowing of the jugal. Possibly this may also account for the total loss of the jugal, which is another condition dating from after the origin of the Mammalia. A jugal which does not extend on to the joint cavity also dates from after the origin of the Mammalia. It is a general character in the Insectivora. A bony bar, caudal to the orbit, may also have arisen after the origin of the Mammalia, but as has been stated above under A and B this condition may also be either ancestral or primitive in the *Tupaïidae*.

Summary of the Literature consulted.

CARLSSON (1909) found a strong zygoma in the Macroscelididae, which is in harmony with the results of my investigations.

BROOM (1916) states absence of a separate jugal in the Chrysochloridae and the presence of a large zygomatic process of the maxilla. This statement is in harmony with the results of my investigations, with the exception of one skull in which there seemed to be a jugal present. This author calls the absence of the jugal a process of degeneracy, which is in accordance with what has been stated under "Shape, Size and Position" sub C.

LE GROS CLARK (1925) considers the presence of a postorbital bony bar caudal to the orbit a primitive character of the Tupaiidae, which supports the statement made under "Shape, Size and Position" sub B.

WEBER's (1928) statements with respect to the jugal are in harmony with the results of my investigations. In his paper we also find recorded some statements by PETERS, who found the rudiment of a jugal in one of the Soricidae. This is contrary to my experience. Yet a more minute examination may discover a similar rudiment in these skulls, which would strengthen the opinion that loss of the jugal dates from after the origin of the Mammalia. The latter opinion is, according to WEBER, also supported by ANDERSON and LECHE's statement as to the presence of an incomplete zygoma in *Erinaceus micropus* Bl. According to WEBER the jugal of the Insectivora (if present) extends from the zygomatic process of the squamosal on to the lacrymal, which seems to indicate that on the whole the jugal has a long extension in the Insectivora. In my experience the Insectivora exhibit a great diversity in the shape, size and position of the zygomatic process of the maxilla (fig. 102, 103 and 104).

CONTACT.

I. The jugal-maxilla contact is present in all the Insectivora, which possess a jugal (fig. 109).

II. The jugal-maxilla contact is not located very far rostralwards but a little more caudalwards. This is present in the Ptilocercinae, Erinaceidae (fig. 113) and Talpidae (fig. 110) and in the Chrysochloridae, if there is a jugal.

III. The jugal-squamosal contact is present in all the Insectivora, which possess a jugal (fig. 110).

IV. The jugal-squamosal contact is not located very far caudalwards but a little more rostralwards. This is present in all the Insectivora, which possess a jugal (fig. 110).

V. The jugal has contact with the frontal by means of a bony bar. This character is present in the Tupaiidae (fig. 111).

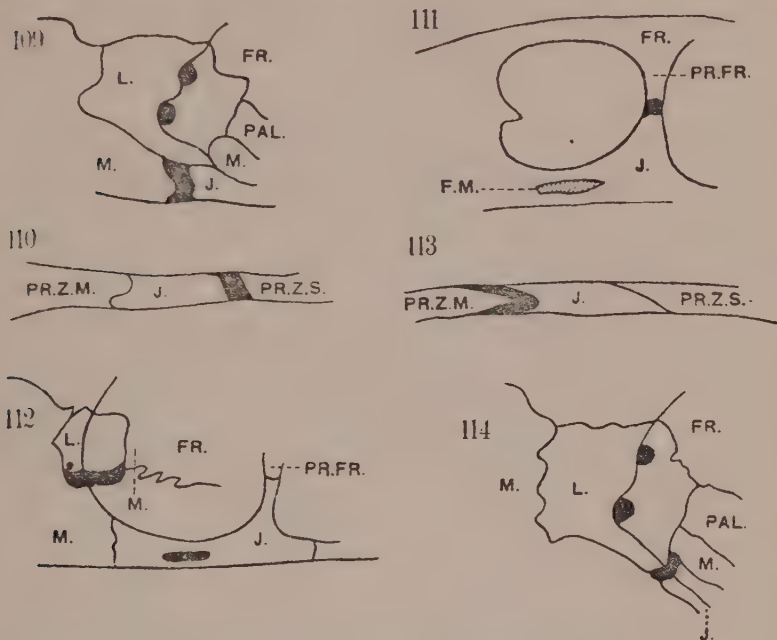


Fig. 109. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 110. *Talpa europaea* L., $\times 2$.
 Fig. 111. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$. Fig. 112. *Ptilocercus lowii* Gray, $\times 2$.
 Fig. 113. *Erinaceus europaeus* L., $\times 2$. Fig. 114. *Tupaia ferruginea* Raffl., $\times 2$.

VI. The jugal-lacrymal contact is present in the Tupaiinae (fig. 114) and in the Macroscelididae.

VII. The jugal-lacrymal contact is broken by the maxilla. This character is present in the Ptilocercinae (fig. 112), in the Chrysochloridae, if there is a jugal present, in the Erinaceidae and Talpidae.

A. Ancestral characters of contact.

If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian lacrymal the lacrymal-jugal contact is ancestral. It occurs in

some families, which also in other respects exhibit ancestral or primitive characters in the oral region of the orbit. If the bony bar, caudal to the orbit, contains a separate bone which is homologous with an element of the reptilian skull, the frontal-jugal contact is ancestral. This is the condition prevailing in some Tupaiinae, as has been mentioned under "Frontal". Another ancestral character is the contact with the maxilla and with the squamosal on to the joint cavity. The last-mentioned character, however, is not present in the Insectivora.

B. Primitive characters of contact.

If the mammalian lacrymal is homologous with the reptilian prae-frontal and this condition is attended by loss of the reptilian lacrymal or fusing of this bone with the prae-frontal, the jugal-lacrymal contact is primitive. Another primitive character is the frontal-jugal contact if the bony bar, caudal to the orbit, is due to the fusing of reptilian elements of the skull during the origin of the Mammalia. This character may, however, also be a secondary character if the bony bar has developed by the enlargement of the cerebral cavity. As was already mentioned under "contact of the maxilla", the lacrymal-jugal contact broken by the maxilla, may be a primitive contact. This contact may also be a secondary character, such as will be mentioned under C.

C. Characters of contact which arose after the origin of the Mammalia.

The extension of the maxilla in the caudal direction and consequent rupture of the lacrymal-jugal contact is a condition which among the Insectivora occurs in the Ptilocercinae, Chrysochloridae (if there is a jugal present), Erinaceidae and Talpidae and which dates probably from after the origin of the Mammalia. As was mentioned under B this character may also be primitive. If the maxilla forms a zygomatic process in the caudal direction, which causes the abbreviation of the jugal, the jugal retains its contact with the maxilla. But the contact is shifted and is now located nearer to the centre of the zygoma instead of at its extreme oral end. This condition, which arose after the origin of the Mammalia, occurs in the Ptilocercinae, Chrysochloridae, Erinaceidae, and Talpidae. Another contact dating from the secondary mammalian period is the jugal-squamosal

contact, which is located more towards the centre of the zygoma owing to the squamosal having developed a marked zygomatic process in the rostral direction. This latter condition is a general character in all the Insectivora in which there is a jugal present.

Summary of the literature consulted.

According to WEBER (1928) the jugal of the Insectivora extends from the lacrymal on to the zygomatic process of the squamosal. The result of this would be contact between the lacrymal and the jugal. In my investigations I found this condition present in some Insectivora but, as has been stated above in the summary of the literature about the "shape, size and position of the jugal", it is not a general character in the Insectivora.

FORAMINA.

There is a foramen malare present in the Tupaiinae (fig. 106 and 111) and in the Ptilocercinae (fig. 102 and 112).

WORTMAN (1921) considers this foramen malare homologous with the old *cavitas temporalis* in the Reptilia, if this foramen in the Mammalia is lying between jugal, postorbital and squamosal. I could not indicate, however, such a foramen in the Insectivora, but it may be that the surrounding bones have fused. Is this the case then the malar foramen in the Insectivora is primitive.

LE GROS CLARK (1925) considers the presence of the foramen malare in the Tupaiidae a primitive character. As has been stated in the introduction this foramen may be of primitive date if it owes its origin to the fusing of ancestral elements of the reptilian skull. However, positive statements as to the date of this foramen are practically impossible.

WEBER (1928) found a foramen malare in the Macroscelididae, which is at variance with the results of my investigations. According to this author this foramen malare of the Insectivora occurs in the Lemnuroidae and in the extinct *Notharctus* species. This supports the statement in the theoretical part in which the ancestral date of the foramen malare is considered possible.

SUMMARY.

The statements in the preceding sections on the skulls of the Insectivora are sufficient evidence of the great difficulties which

arise when we attempt to give a general characterization of the orbitotemporal region of the skull. The cause of this is the diversity of its characters. The heterogeneity of the component elements of the orbitotemporal region of the skull in the Insectivora may be accounted for by the fact that the Insectivora are among the oldest mammalian orders, in which we may expect many ancestral characters to have been preserved, but which on the other hand have developed in various directions and have been differentiated accordingly.

In all the Insectivora, the maxilla has influenced the orbit more or less. In some forms there is only a slight modification of the oral-basal part of the orbit, these forms exhibiting marked ancestral characters in other respects. All the Insectivora have one character in common dating from after the origin of the Mammalia, viz., the development of an apophysis on the maxilla, oral to the lacrymal.

Another general character is the slight secondary influence of the frontal, this element having retained its ancestral form and position in many Insectivora.

The following is an attempt at a grouping of the Insectivora in accordance with the characters which they have in common:

Group I. To this group belong the Insectivora that have preserved ancestral or primitive characters in various elements of the orbit, viz., the Tupaiidae, Ptilocercinae, Macroscelidinae and Rhynchocyoninae. These groups have the following points in common: the ancestral or the primitive form of the lacrymal, the ancestral lacrymal-palatine contact and the ancestral or primitive lacrymal-jugal contact, with the exception of the Ptilocercinae, in which the latter contact is lacking. Moreover there is but a slight extension of the maxilla into the oral part of the orbit. The alisphenoid too has probably retained its ancestral form, the absence of the frontal-alisphenoid contact also being ancestral.

Another primitive or ancestral character which occurs in the Tupaiidae is the frontal-jugal contact by means of a bony bar behind the orbit. In the latter group the jugal also has a foramen malare, which is probably a primitive character. As appears from the statements on the Tupaiidae it is chiefly the oral and the caudal part of the orbit in this group which exhibit ancestral characters. As to the medial part of the orbit most of its characters are ancestral owing to the form of the frontal; the characters of the

basal part, on the other hand, are chiefly primitive, which is due to the form of the palatine and the orbitosphenoid; some of its characters, however, date from after the origin of the Mammalia and are caused by the modifications of the palatine caudally.

Group II. In this group the influence of the maxilla in the orbit is marked, especially in its oral part. The maxilla has extended in the dorsal direction and caused the reduction or loss of the lacrymal. The maxilla too has extended in the caudal direction into the zygoma and caused the rupture of the lacrymal-jugal contact. To this group belong the Soricidae and Talpidae, which exhibit marked primitive characters in the medial part of the orbit. The palatine and the orbitosphenoid are both markedly long, so is the frontal, which has no apophyses downwards. In proportion to the other elements of the skull, however, the frontal is but a small bone, which may also be an ancestral character. The alisphenoid having a comparatively large extension considering the small size of the skulls, the modifications in the caudal part of the orbit probably date from after the origin of the Mammalia. Other characters are the alisphenoid-frontal and the squamosal-frontal contact, the latter of which is probably due to the caudal extension of the squamosal.

Group III. In this group the influence of the maxilla is also evident in the medial part of the orbit. The maxilla has extended in the dorsal direction caudal to the lacrymal, has caused rupture of the lacrymal-palatine contact and is distinctly contiguous to the frontal. The frontal in the medial part of the wall of the orbit is variable in form; in the Centetinae for instance it is long, in the Erinaceinae it forms an apophysis downwards. So the frontal may have its primitive form, but it may also have been modified after the origin of the Mammalia; at least in some forms there is probably a slight modification of the caudal region of the orbit in its basal part. In the Solenodontidae, Erinaceinae and Gymnurinae the alisphenoid is fairly small. In the Gymnurinae and in most of the Erinaceinae the alisphenoid-frontal contact is absent. In the section dealing with the form of the alisphenoid it has already been stated that a characterization of this element is practically impossible. In another family belonging to this group, the Centetidae, the alisphenoid has a fairly large extension and is contiguous to the frontal. Another element of the caudal part of the orbit in which modifications have taken place is the squamosal. In the Erinaceidae it has de-

veloped a large zygomatic process in the zygoma in the oral direction. Of all the Insectivora this third group is the most difficult to characterize. They have chiefly been modified after the origin of the Mammalia as is evident from the loss of the jugal in the Centetidae, which is a character dating from after the origin of the Mammalia. In some forms of the second group, in the Soricidae, this character also occurs.

At the beginning of this summary it has already been pointed out that a grouping of the Insectivora is bound to be unsatisfactory owing to the diversity in shape, size, position and contact of the component elements of the orbitotemporal region of the skull, which renders a classification of its characters practically impossible.

Summary of the Literature consulted.

According to BROOM (1916) the Chrysochloridae do not belong to the Insectivora but form an isolated group. The Insectivora exhibiting such a great diversity in their characters of the orbitotemporal region, I cannot agree with this author's opinion. However the Chrysochloridae show no agreement in their characters with any of the three groups mentioned in the Summary.

CARLSSON (1922) found outward points of resemblance between the Tupaiidae and the Prosimiae, primarily in the fact that in both groups the foramen opticum, the foramen sphenorbitale and the foramen rotundum are located in close proximity to each other. In the section dealing with the foramina of the alisphenoid it has already been stated that this conclusion is too rash to be adopted by the present writer. CARLSSON considers the presence of an os planum, both in the Tupaiidae and the Prosimiae, a point of resemblance between these two groups. As to the Tupaiidae I can only state absence of the os planum in all the specimens I investigated. On comparing the Erinaceidae, the Macroscelididae and Tupaiidae, CARLSSON found more points of resemblance between the two former than between the two latter groups on which point I also differ from her as I consider the agreement between the Macroscelididae and the Tupaiidae greater.

From an examination of the primordial cranium HENCKEL (1928) concluded that the Tupaiidae ought not to be considered an isolated group, but one showing affinity to the other Insectivora. He found the resemblance with the lower Primates of

a secondary nature and due to similarity in the mode of life of the Tupaiidae and the Primates. As has been stated in the introduction identity in the composition of the elements of the skull does not always indicate ancestral or primitive characters but may also be due to the secondary factors.

WEBER (1928) considers the Insectivora a heterogeneous order with a loose connection of primitive and secondary characters. This is in harmony with the results of my investigations; only it has been my constant endeavour, apart from the secondary and the primitive characters, to indicate the ancestral characters as well. This author, like CARLSSON (1922) and LE CROS CLARK (1925), finds an agreement between the Insectivora and the Primates. When this resemblance occurs it can usually be accounted for by a similarity in the mode of life. These statements are in harmony with the remarks in the introduction on the characters which arose after the origin of the Mammalia.

According to WEBER the position of the orbit in the Tupaiidae points to an arboreal mode of life. This would lead to the conclusion that the characters exhibited in these skulls are clearly indicative of having arisen after the origin of the Mammalia; this, however, is at variance with the results of my investigations in which I found most of the characters of the component elements of the orbit of the Tupaiidae to be of ancestral or primitive origin. WEBER considers *Ptilocercus* more primitive than *Tupaia*, which statement, according to me, does not apply to the orbitotemporal region of the skull.

EXPLANATION OF LETTERING.

AL.	alisphenoid
B.C.	basis cranii
C.C.	cavitas cerebralis
C.N.	cavitas nasalis
CAN.AL.	canalis alisphenoideus
CON.	connection between the two orbits
E.P.	epipterygoid
F.IN.	foramen infraorbitale
F.L.	foramen lacrymale
F.M.	foramen malare
F.O.	foramen opticum
F.OV.	foramen ovale
F.P.	foramen palatinum
F.R.	foramen rotundum
F.S.	foramen supraorbitale

F.SP.	foramen sphenorbitale
FR.	frontal
J.	jugal
L.	lacrymal
LAT.	laterosphenoid
M.	maxilla
N.	nasal
OR.	orbitosphenoid
ORB.	orbita
P.F.L.	pars facialis of the lacrymal
P.O.L.	pars orbitalis of the lacrymal
P.OR.	postorbital
PAL.	palatine
PAR.	parietal
PO. F.	postfrontal
PR.F.	praefrontal
PR.FR.	processus frontalis
PR.L.	processus lacrymalis
PR.Z.M.	processus zygomaticus of the maxilla
PR.Z.S.	processus zygomaticus of the squamosal
PT.	pterygoid
Q. J.	quadratojugal
R.O.	rim of the orbit
R.O.T.	regio orbitotemporalis
R.T.	regio temporalis
S.E.	separate element
S.I.	septum interorbitale
SQ.	squamosal

SPECIES FIGURED.

<i>Centetes ecaudatus</i> Schreb.	fig. 3, 15, 23, 28, 36, 41, 48, 50, 59, 64, 71, 80, 87 and 93.
<i>Chrysochloris amblysomus</i> L.	fig. 105.
<i>Erinaceus europaeus</i> L.	fig. 17, 24, 38, 44, 45, 49, 58, 65, 96, 97, 107 and 113.
<i>Erinaceus europaeus hispanicus</i> O. Thomas	fig. 68.
<i>Erinaceus roumanicus</i> Barrett-Hamilton	fig. 5, 16.
<i>Gymnura rafflesii</i> Hors. et Vig.	fig. 31, 33, 69, 76, 83 and 104.
<i>Macroselides brachyurus</i> Ogilby	fig. 6.
<i>Petrodromus venustus</i> Thomas	fig. 52.
<i>Potamogale velox</i> Du Chaillu	fig. 19, 34, 57 and 108.
<i>Ptilocercus louii</i> Gray	fig. 4, 29, 30, 37, 40, 51, 53, 88, 94, 102 and 112.
<i>Rhynchocyon claudi</i> Thomas & Wroughton	fig. 1, 77 and 101.
<i>Rhynchocyon petersi</i> Bocage	fig. 84, 86, 95 and 100.

<i>Solenodon cubanus</i> Peters	fig. 7, 13, 20, 25, 46, 72, 90, 91 and 92.
<i>Talpa europaea</i> L.	fig. 8, 70, 74, 78, 89, 103 and 110.
<i>Tana tana utara</i> Lyon	fig. 2.
<i>Tupaia ferruginea</i> Raffl.	fig. 9, 10, 11, 12, 14, 18, 21, 22, 26, 27, 32, 35, 39, 42, 43, 47, 54, 56, 60, 61, 62, 63, 66, 67, 73, 75, 79, 81, 82, 85, 98, 106, 109, 111 and 114.
<i>Tupaia ferruginea raviana</i> Lyon	fig. 55 and 99.

BIBLIOGRAPHY.

- ABEL, OTHENIO, 1919. Die Stämme der Wirbeltiere.
- DE BEER, G. R., 1926. Studies on the Vertebrates. The orbito-temporal Region of the Skull. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 70, pp. 263-371.
- , 1930a. The early development of the chondrocranium of the Lizard. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 73, pp. 707-739.
- , 1930b. The early development of the Skull of the Rabbit. Phil. Trans. Roy. Soc. of London, Series B, vol. 218, pp. 373-414.
- BOAS J. E. V. and PAULLI, S., The Elephant's Head. Studies in the comparative anatomy of the organs of the kind of the Indian Elephant and other Mammals.
- BROOM, R., 1915. On the origin of Mammals. Trans. Roy. Soc. of London, series B, vol. 206, pp. 1-49.
- , 1916. On the structure of the skull in Chrysochloris. Proc. Zool. Soc., London, 1916, pp. 449-459.
- BURLET, H. M. DE, 1916. Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. 5. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. Morph. Jahrb., Bd. 50, pp. 1-18.
- BÜTSCHLI, O., 1910. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lieferung.
- CARLSSON, ALB., 1909. Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insektivora. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 28, pp. 559-602.
- , 1922. Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insektivora und den Prosimiae. Acta Zoologica, Bd. 3, pp. 227-270.
- CLARK, W. LE GROS, 1925. On the skull of Tupaia. Proc. Zool. Soc., London, 1925, pp. 559-567.
- COHN, L., 1915. Der Processus des Schläfenbeins. Zeitschr. Morph. u. Anthropol., Bd. 19, pp. 391-418.
- FAWCETT, E., 1910. The Development of the Human Sphenoid. Journ. Anat. Physiol., London, vol. 44, pp. 207-222.
- FLOWER, W. H., 1885. An introduction to the Osteology of the Mammalia.
- FUCHS, H., 1909. Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeden. Anat. Anz., Bd. 35, pp. 113-167.
- , 1910. Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilia und Säugetiere. Anat. Anz., Bd. 36, pp. 33-95.
- , 1911. Über die Beziehungen der Theromorphen Cope's bzw. den Therapsiden Broom's und den Säugetieren. Zeitschr. Morph. u. Anthropol., Bd. 14, pp. 367-438.

- GADOW, H., 1902. The origin of the Mammalia. *Zeitschr. Morph. u. Anthrop.*, Bd. 4, pp. 345-364.
- GAUPP, E., 1902. Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Region orbitalis einiger anderen Wirbeltierschädel. *Anat. Hefte*, Bd. 19, pp. 161-230.
- , 1908. Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. *Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena*, Bd. 6, 2. Teil, pp. 691-792.
- , 1910a. Das Lacrymale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung. *Anat. Anz.*, Bd. 36, pp. 529-555.
- , 1910b. Bemerkungen über Säugerpalatinum und Processus basipterygoideus. *Anat. Hefte*, Bd. 42, pp. 311-341.
- GREGORY, W. K., 1910. The Orders of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 27, pp. 1-524.
- , 1913. Critique of Recent Work on the Morphology of the Vertebrate Skull, especially in Relation to the Origin of Mammals. *Journ. Morph.*, vol. 24, pp. 1-42.
- , 1920. Review of the evolution of the lacrymal bone of Vertebrates with special reference to that of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 42, pp. 95-263.
- and NOBLE, G. KINGSLEY. 1924. The origin of the Mammalian alisphenoid bone. *Journ. Morph. and Physiol.*, vol. 39, pp. 435-461.
- HARRIS, H. A., 1927. The Skull, the Face and the Teeth of Primates with special reference to Dolichocephaly and the Centres of growth in the face. *Proc. Zool. Soc., London*, 1927, pp. 491-502.
- HECKER, P. A., et GRÜNWALD, E., 1926a. Le trou grand rond. Etude d'anatomie comparée. Disposition chez les Mammifères inférieures. *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 94, pp. 1353-1361.
- , 1926b. Sur les causes déterminants des orifices antérieures de la base du crâne chez les Reptiles et les Mammifères. *C. R. Soc. Biol., Paris*, Tome 94, pp. 1361-1363.
- HENCKEL, K. O., 1927. Zur Entwicklungsgeschichte des Halbaffenkopfs. *Zeitschr. Morph. u. Anthrop.*, Bd. 28, pp. 365-383.
- , 1928a. Das Primordialcranium von Tupaia und der Ursprung der Primaten. *Zeitschr. Anat. u. Entw. gesch.*, Bd. 86, pp. 204-227.
- , 1928b. Studien über das Primordialcranium und die Stammesgeschichte der Primaten. *Morph. Jahrb.*, Bd. 59, pp. 105-178.
- HOGGEN, L., 1919. The progressive reduction of the jugal in the Mammalia. *Proc. Zool. Soc.*, 1919, London, pp. 71-79.
- KAMPEN, P. N. VAN, 1904. De tympanaalstreek van den Zoogdierschedel. Thesis, Amsterdam.
- KAUDERN, WALTER. 1916. Über einige Ähnlichkeiten zwischen Tupaia und den Halbaffen. *Anat. Anz.*, Bd. 37, pp. 561-573.
- KERNAN, J. D., 1916. The chondrocranium of a 20 m.m. Human Embryo. *Journ. Morph.*, vol. 21, pp. 605-628.
- KLIEVEEN, H. L., 1913. The homology of the mammalian alisphenoid and of the *Echidna*-pterygoid. *Journ. Anat.*, vol. 52, pp. 449-466.
- , 1926. The homology of the ala temporalis and of the alisphenoid bone. *Journ. Anat.*, vol. 61, pp. 112-131.

- MATTHES, E., 1921. Neuere Arbeiten über das Primordialkranium der Säugetiere. I. Erg. Anat. u. Entw. gesch., Bd. 23, pp. 669-912.
- , 1922. Neuere Arbeiten über das Primordialkranium der Säugetiere. II. Erg. Anat. u. Entw. gesch., Bd. 24, pp. 117-243.
- MEYER, T. KNOTTNERUS, 1907. Über das Tränenbein der Huftiere. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 1907, Bd. I, pp. 1-152.
- MICHELSSON, G., 1922. Das Chondrocranium des Igels. Zeitschr. Anat. und Entw. gesch., Bd. 65, pp. 509-543.
- NOORDENROS, W., 1904. Over de ontwikkeling van het chondrocranium van zoogdieren. Thesis, Groningen.
- OSBORN, H., 1902. Dolichocephaly and Brachycephaly in the lower Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 16, pp. 77-89.
- PARKER, W. K., 1885. On the structure and development of the skull in the Insectivora. Phil. Trans. Roy. Soc. of London, vol. 176, part. 3, pp. 121-275.
- SALOMON, M. I., 1930. Considérations sur l'homologie de l'os lacrymal chez les Vertébrés supérieurs. Acta Zool., vol. 11, pp. 151-183.
- TOEPLITZ, CH., 1920. Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von Didelphys marsupialis. Zoologica, Bd. 27, pp. 1-83.
- VERSLUYS, J., 1913. Über die Phylogenie der Schläfengruben und Jochbogen bei den Reptilia. Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wissensch., Jahrg. 1913, Abh. 13, pp. 1-29.
- , 1924. Het Skelet. Leerboek der Vergelijkende Ontleedkunde van de Vertebraten door IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASZ en VERSLUYS, Deel 2, pp. 94-369.
- VITOLS, F., 1930. Über das Nebentränenbein des Menschen. Anat. Anz., Bd. 69, 1930, pp. 32-43.
- VOIT, M., 1909. Das Primordialkranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Anat. Hefte, Bd. 38, pp. 503-593.
- WATSON, D. M. S., 1916. The Monotremes Skull. A contribution to Mammalian Morphogenesis. Phil. Trans. Roy. Soc. of London, vol. 207, series B, pp. 311-374.
- WEBER, MAX, 1927. Die Säugetiere. Teil I.
- , 1928. Die Säugetiere. Teil II.
- WILLISTON, S. W., 1925. The Osteology of the Reptilia.
- WORTMAN, J. L., 1921. On some hitherto unrecognized reptilian characters in the skull of the Insectivora and other Mammals. Proc. U. S. Nat. Mus., Washington, vol. 57, pp. 1-52.
- ZIMMERMAN, A. und HASKE, A., 1930. Das Jochbein und das Os malare bipartitum des Orang-Utan. Anat. Anz., Bd. 69, pp. 1-11.

PREMIÈRE ET DEUXIÈME LIVRAISON.

H. J. JORDAN. Die Muskulatur der Aktinie Metridium dianthus, ihr Tonus und ihre Kontraktion.	p. 1
G. STIASNY. Das Bipolaritätsproblem.	„ 35
WERNER FISCHEL. Über die seelischen Fähigkeiten und die Artbil- dung der Tiere.	„ 54
H. A. STORK. Beiträge zur Histologie und Morphologie des Os- phradiums.	„ 71
W. MICHAELSEN. Oligochäten von Niederländisch-Indien.	„ 100
JOHANNA MULLER. The Orbitotemporal Region of the Skull of the Mammalia.	„ 118

Les Archives Néerlandaises de Zoologie paraissent à des époques indéterminées, en livraisons de 100 à 150 pages.

Quatre livraisons forment un volume, dont le prix est fixé à 12 florins.

On s'abonne chez le Directeur de la Station Zoologique, Den Helder (Hollande), chez son libraire ou chez la Librairie et Imprimerie ci-devant E. J. Brill, Leiden.

OBSERVATIONS ON HYDRACTINIA ECHINATA (FLEM.) AND EUPAGURUS BERNHARDUS (L.)

BY

KAATJE SCHIJFSMA.

INTRODUCTION.

The association of *Hydractinia echinata* (Flem.) and *Eupagurus bernhardus* (L.) has long served as a classical example of symbiosis. From the data in systematic and faunistic literature one gathers the impression, that the Hydroid hardly ever occurs on other substrates than the shell of the hermit-crab (HINCKS, 1868; MÖBIUS, 1872; SCHULTZE, 1875; DU PLESSIS, 1888; SEGERSTEDT, 1889; DUERDEN, 1897; ALLEN, 1899; BILLARD, 1904; JÄDERHOLM, 1909; BEDOT, 1911; BROCH, 1904, 1911 and 1928a). Moreover *Hydractinia* constantly enlarges the house by building on at the lip of the mouth and "guards the entrance" by a fringe of special defensive spiralzoids. Because of these three facts the association could not be considered as purely accidental and conjectures were made as to the mutual advantages. These were obvious enough – and have hardly ever been denied – in the case of *Hydractinia*: a constant supply of food and oxygen as a consequence of being carried about by the hermit and perhaps a share in its meals. But it is rather difficult to demonstrate, where *Eupagurus* profits by this partnership: the hermit-crab is as often as not found in the company of the Hydroid.

These questions have never been treated experimentally and their discussion usually constitutes only a short section in papers dealing more especially with symbiosis of Pagurids with Actinians (e.g., BALSS, 1924). Only AURIVILLIUS (1891) treats more extensively of this matter and bases his views on many observations. According to him both *Hydractinia* and *Eupagurus*

show morphological features, which can only be understood as adaptations connected with their symbiotic association. His views on the structure of *Hydractinia* and on the way in which it profits by this symbiosis, are about the same as have been outlined above and they are not unfrequently quoted in literature (BALSS, 1924). His observations on *Eupagurus*, however, seem not to have been accepted: one never finds them cited in later articles. As a matter of fact all the peculiarities described as adaptations to the company of *Hydractinia*, occur in just the same way in all specimens living without the Hydroid and so BALSS (1924) states, that in the Pagurids there are no morphological adaptations to the association with *Hydractinia*.

The first to point out that *Hydractinia* could occur on different substrates, was AGASSIZ (1862), who collected *Hydractinia polyclina* Ag. (= *Hydractinia echinata* (Flem.)) "in great abundance from rocks in tidepools". Then MARTHA BUNTING (1894), HARTLAUB (1896) and NUTTING (1901) found the Hydroid respectively "on *Limulus* and *Mytilus*", on "*Mytilus* and stones in tidepools (Ebbe-tümpel)" and on "the bare rock and the piles of a wharf". HARGITT (1908) gives a number of instances in which *Hydractinia* was found on different substrates, i.e., the carapace and legs of *Limulus*, the stems of the common rockweed, a piece of waterlogged oak-timber and in immense masses on piles of docks. More recently similar data have been published by DUFRETIN and REY (1926), who found *Hydractinia echinata* (Flem.) on nearly vertical rocks at Portel near Boulogne, and by KRAMP (1933). This author records the occurrence in Danish waters of *Hydractinia* on: *Hyas araneus* (L.), *Balanus balanoides* (L.), *Alcyonidium gelatinosum* L., the haptera of Laminaria, fascines, fir poles of a mole, pieces of wood from a submerged forest, and human bones dredged from the bottom of the sea.

So it seems that *Hydractinia* is less exclusive in its choice of a substrate than current opinion would have it and probably many more similar cases would be found if special attention were given to this matter. Because of these occurrences on immovable substrates HARGITT (1908) most emphatically disputes the symbiotic nature of the association between *Hydractinia echinata* (Flem.) and *Eupagurus bernhardus* (L.): "*Hydractinia* has a range of habitat, which is clearly incompatible with the foregoing conception of necessary symbiosis" and "there is probably no

essential advantage to this Hydroid in its habitat on the shell of the crab”.

BROCH (1928) draws attention to another fact in the life-history of *Hydractinia echinata* (Flem.) and allied species: “die Symbiose von *Hydractinia* und Gasteropoden ist auch nicht selten in unseren Gebieten. In arctischen Gebieten findet man überhaupt die *Hydractinia*-arten sozusagen ausnahmslos nur an lebenden Gasteropoden, besonders an Buccinidae”. It looks as if in regions, where *Eupagurus* is wanting, the Gasteropods – as next best – can take its place, which again is no support for the theory of a truly symbiotic relation between the hermit-crab and the Hydroid. Whether the association with the Gasteropods merits the name of symbiosis, is of course equally contestable.

Though BALSS (1924) and BROCH (1928) still call the association of *Hydractinia echinata* (Flem.) and *Eupagurus bernhardus* (L.) true symbiosis, it seems to me, that general opinion is less positive on this point. The question whether *Hydractinia* must be considered as a symbiont, a commensal or an epizoön of *Eupagurus*, is usually passed over. The present paper is the result of my endeavour to treat this question experimentally and by means of direct observation. It was approached from four different sides:

1. Does *Eupagurus* prefer *Hydractinia*-covered houses to clean ones?
2. Does *Hydractinia* share in the food of *Eupagurus*?
3. How do the planulae of *Hydractinia* locate the shells of hermit-crabs?
- 4- What is the significance of the spiralzoids?

MATERIAL.

My material consisted of a great number of *Eupagurus bernhardus* (L.), which in Den Helder are available all the year round in practically unlimited quantities from the nets of the fishermen. Nearly all are covered with *Hydractinia echinata* (Flem.), sometimes with other Hydroids or Bryozoa, a.o. *Alcyonidium gelatinosum* L.

The shells of *Natica* and *Littorina*, which serve as houses for young hermit-crabs, and are not covered with Hydroids or the like, generally have been perforated at several places near the top by boring Polychaeta, probably belonging to the genus

Polydora, which have built their tubes of lime and silt-particles in the topwhorls of the shell.

Here follows a list of the localities where my material was collected, completed with some data from the diary of Dr. J. VERWEY, Director of the Zoölogical Station at Den Helder, which he kindly put at my disposal. Data on depth and bottom-deposits were added as far as they were available.

Localities	Depth in m	Bottom-deposits	Number	
			Number of specimens	of <i>Hydrac- tina</i> - covered specimens
Harbour of Den Helder	10-16	Very varied: sand, silt and stones	23	16
Zuidwal	2-10	Sand and silt in patches	1	
			20	
			43	
			0	
			63	
			102	
			44	23
			93	30
			(43 young)	
			3	2
Zuidergronden	8-11		10	
			15	
			23	
			8	7
			67	60
Zuiderhaaks	23-27			
Gully N.W. of Noorderhaaks	23-27	Sand with a little silt?	27	25
Molengat and the pro- longation of it	9.5	Sand with much dirt (municipal scavengering)	4	
Schulpengat	10-11	Sand and shells	14	14
Reede van Texel =	3-33		37	25
Texelstroom			68	54
			94	69
a. Sluice of Prins Hen- drik polder	30-33	Clay	16	
b. From same sluice across Texelstroom	14-26	Clay with some sand	32	

Localities	Depth in m	Bottom-deposits	Number of specimens	Number of <i>Hydractinia</i> - covered specimens
c. South of the vlakte van Kerken to Kamp van Oostereind	3-3.5	Silt	1	
d. From south of light-bouy 6 southward	4-10	Sand with silt	1	
e. Along the Eastside of Texelstroom across the mouth of the Scheer	10	Silty?	9	
f. Along the edge of Texelstroom from spherical bouy (= kogelton) 3 to conical bouy (= roode ton) 2	8-8.5	Mud	9	
Texel:				
a. Near 't Horntje E-NE to beacon of De Waard	23-27	Sea-clay	53	
b. 't Horntje near De Mok	23-25	-	11	
c. Eastside of Texel near sluice of Pr. Hendr. polder	17-25	Sea-clay	138	
d. De Mok	4-4.5	Black mud	1	
Topridge of Texelsche Bankje	8	-	12	10
Gully between Fransche Bankje and the beach	5-5.5	Mud	1	-
Between fareway bouy (= verkenningston) Westgat and whistle bouy (= brulboei) of Middelburg	20-21.5	Sand with a little thin silt	36	-
North of Terschelling	-	-	2	-
Near lightschip Borkum	14	-	"a number"	-
Near Petten	18	Sand	29	25

From these data it is evident, that *Eupagurus bernhardus* is found on a number of different bottom-deposits, but very seldom on completely soft bottoms of silt or mud. In this connection it is instructive to compare the catches from the Eastside of Texel, where the firm clay yielded 138 specimens, and from De Mok, where only one hermit was brought up from the black mud. In Texelstroom also the patches of firm sand and clay proved much richer in hermits than the more silty parts. Again the greatly varying numbers of *Eupagurus* captured at different localities along the Zuidwal must be attributed to local differences of the bottom-deposits. When experimenting with *Eupagurus bernhardus* I also could observe on more than one occasion that the hermits are extremely uncomfortable on a layer of silt or mud: they always tried to escape.

Within the limits of the littoral and sublittoral zones depth has little influence upon the distribution of this species. It seems to me that perhaps the young specimens prefer shallower water than older ones.

PREFERENCE FOR HYDRACTINIA-COVERED SHELLS.

It is known of Pagurids, which live in symbiosis with actinians, that they are able to perceive a (hidden) anemone from a distance (probably by means of chemoreception, sometimes with the eyes) – and actively search for it in order to plant the welcome symbiont on their house. Also when they move into another shell, they “persuade” the anemone to shift to the new house (FAUROT, 1910; BROCK, 1927; BRUNELLI, 1910). It is clear that the Pagurids “know” the actinians: these have a definite biological significance for the hermit-crabs. In VON UENKÜLL’s terminology: the anemone is a “Merkmalsträger” in the “Umwelt” of the Pagurid. If *Hydractinia* has the same significance for *Eupagurus bernhardus*, this ought to express itself in a marked predilection for shells covered with this Hydroid. The first series of experiments served to investigate this point.

LITERATURE.

As far as I can judge there is hardly any literature, which treats of this question in particular, but there are some articles, which touch upon the relation of *Eupagurus* and the shell it chooses for house.

BOUVIER (1892) tried to make out whether *Eupagurus*, in accordance with its dextrally curved abdomén, has a preference for dextral shells. He made his hermits choose between dextral and sinistral shells and concluded that such a predilection does not exist. As I have not been able to procure BOUVIER's paper, it is only known to me from THOMPSON's discussion (1904). THOMPSON does not approve of the method, because the animals keep moving from one house into another: they try nearly every shell that they meet, and generally keep a firm hold on their old house, so as to be able to return into it when the new shell does not prove suitable. Consequently a great many shiftings do not mean an actual choice and the observer is confused by those meaningless movings. According to THOMPSON the inspection of the shell only teaches the animal, that it is "hollow, empty and clean". "Apparently the crab does not perceive either the size or the type of shell untill it has inserted its abdomen into the chamber and tested the shell by moving about in it, etc., deciding by actual trial, whether the new house will prove better than the old one". It is certainly true that in many cases the choice is made by trial, but I do not agree with the view that *Eupagurus* does not perceive anything of the size of the shell it inspects. This is proved by the totally different attitude of diverse objects during my experiments on their moving into clean or *Hydractinia*-covered shells. Moreover there are some investigations by animal-psychologists, which prove beyond doubt that Pagurids are able to discern something about dimensions and structure of the surface of the objects they "finger". Even some colours are perceived by them. About the perception of forms opinions are devided.

ANNA DRZEWINA (1910) published a contribution to the biology of *Clibanarius misanthropus* (Risso), from which it would seem, that this hermit is able to distinguish between the shells of *Trochus* and *Cerithium* by their form. A number of *Trochus*-shells, securely stoppered with corks, were dropped into an aquarium with several houseless misanthropes. During the first days many floating particles of cork proved, that the animals were continually busy trying to remove the stops. Gradually they left off and after some days there were no corkfragments floating on the water: the hermits had formed an association between the form of the shell and the uselessness of their endeavours. When at this point in the experiment, however, a stoppered *Cerithium* was dropped

into the aquarium, this was inspected again with the same perseverance. On the contrary, to a *Trochus* loosely stopped up with paper – an obstruction, which the animals are perfectly well able of removing and generally immediately do clear away – no more attention was paid than to the corked specimens. According to ANNA DRZEWINA this proves beyond doubt that *Clibanarius* is able to distinguish between the different shapes of the shells by means of tactile perception.

MATHILDE HERTZ (1928), who experimented on practically the same matter with the same species, does not agree with this conclusion. The animals do not discriminate different shapes as long as they have not discovered a hollow in it, but as soon as they have found a cavity, this is inspected and distinguished from others by its depth and size. Different structure of the surface is certainly perceived, for a number of objects, which differ in this respect, can be arranged in a definite order after the length of time that the animal spends on the search for an aperture in it. *Cerithium* is the most favoured object (“Lieblings-object”) and it appears that a misanthrope, that has several times been disappointed in its search for an opening in a stoppered *Cerithium*, has not got the slightest interest for a *Trochus* any more. When the experiment is repeated in the way ANNA DRZEWINA did it, but with the difference that now and again the position of the corked *Trochus*-shells is altered, or hermits and shells are moved into another basin, the result is quite different: the interest in the stoppered shells does not wane and every *Trochus* they meet is inspected again and again. Consequently in ANNA DRZEWINA’s experiments the animals did not discern the different shapes of the shells but individual shells, which they “knew” by their positions.

MARIE GOLDSMITH (1918) drew a similar conclusion from experiments with *Eupagurus bernhardus* (L.). Several different shapes of modelling-wax, having more or less the same dimensions and the same colour (red), are all inspected by the hermit with the same attention and for the same length of time: the animal was not able to distinguish them from each other. The same result was obtained in a second series of experiments, where the animal had to choose between several objects, a.o., its own house – covered with a thick layer of lime. Similar experiments on the perception of dimensions, however, yielded an affirmative answer: the hermits were able to discriminate two

balls of different sizes, two cones of the same height but with different bases, etc.

The third point she investigated was: can a hermit distinguish rugose and smooth surfaces from each other? In this series of experiments the attention rather than the length of time spent on each object proved a criterion: after contact with the antennae objects with a rough surface were always and thoroughly inspected, whereas smooth objects were often not or only perfunctorily investigated. So perception of different surface-structure is evident, but it is not very keen, for glass and modelling-wax can not be distinguished from each other. As *Hydractinia*-covered shells have a much rougher surface than clean ones, this faculty of *Eupagurus* must be taken into account in experiments on an eventual preference for houses with this covering.

For the sake of completeness I will mention the experiments of KOLLER (1929), who proved that *Clibanarius misanthropus* (Risso) is able to see blue and yellow as colours. Another observation of KOLLERS, viz., a preference for dark objects over light ones, was obvious in my hermits too. KOLLER writes: "des öfteren konnte ich beobachten, dass das Versuchstier vor der hellen Schale eine Zeitlang "prüfend" sitzen bleibt um dann in scharfem Winkel von der hellen Schale ab zu biegen und sich der dunkelen zu zu wenden". This hesitation was several times visible in my animals, when they came in front of a clean and nearly white shell.

METHOD.

The method used in these experiments was very simple. The bottom of a round glass basin with a diameter of ca 33 cm and a depth of ca 15 cm, was covered with a layer of clean sand and the basin filled with seawater. Then a *Eupagurus*, generally with *Hydractinia*-covered shell, was placed into it diametrically opposite two shells of a suitable size, i.e., a little larger than its own house. One of the shells was clean, the other covered with *Hydractinia*. Of course they were so chosen as to be as similar as possible in every other respect. Special attention was paid to the conformity of the two apertures. Sometimes a third house covered with a dead crust of *Hydractinia* was added, and, when it was impossible to find a pair of shells agreeing sufficiently with

its own house, the hermit was given several different shells to choose from. Originally I presumed that the animals must be induced to shift to another house by compelling them to move into a very unsuitable shell first. To achieve this the hermits were suspended by a (chemically cleaned) horse-hair, which was passed through two small holes drilled in the top of the shell. The greater part of their body was submerged and with their legs they could just reach and "finger" a shell that was much too large for their body-size. Generally they moved into this unsuitable abode within a quarter of an hour in order to regain their liberty. Very soon, however, it appeared, that this procedure was entirely unnecessary. The notion that *Eupagurus* is very reluctant of moving holds no truth. On the contrary the "moving-instinct" is very strong unless the animal has a venerable age. Nearly every house they meet with is inspected and sometimes tried on. Only in 18 out of 87 cases the hermit refused to shift to another shell and besides several movings without connection with these experiments were observed, even in the basin, where the material was stored, and the animals were surrounded by a great many "dangerous" congeners. In the 15 first experiments the hermit had previously been compelled to move into an unsuitable house and among the later experiments there are a few, where the animal was chosen because it found itself in this situation. For the rest spontaneous movings were observed.

As a rule each experiment took less than an hour, often much less, sometimes only a quarter of an hour. When the temperature was noted before and after the experiment, it had hardly or not risen, seldom more than $0,5^{\circ}$ C.

This method is as simple as BOUVIERS and it is open to the same criticism. But it seems impossible to me to concieve experiments, in which *Hydractinia* is involved, while the objects are absolutely equal in every other respect.

EXPERIMENTS.

At the beginning of each experiment the hermit was laid into the basin with the aperture of the shell facing upwards, because in this case it immediately shifts to its normal position and begins to walk. Generally the experiment proceeded in the following manner. The animals walk slowly or quickly - ac-

according to their mood – along the brim of the basin, with which they keep in touch as much as possible. This positive thigmotaxis has also been mentioned by BROCK (1926). Generally the animals do not perceive the shells before they happen to touch them and then their behaviour is very different indeed. Sometimes they climb over the house without taking any more notice of it than of a stone and even when a leg or pincer is inadvertently inserted into the aperture, they will not inspect the shell: evidently their “mind was not open” to houses.

In other cases the animal begins to inspect the house as soon as it feels the aperture. In this moment the attitude of the hermit changes completely: it is suddenly interested and keen, once it has recognised the shell as a house. Sometimes even the first contact with the antennae is sufficient to stimulate the animal to this great activity: evidently the house is recognized as such before the mouth was found. In these cases their “mind was very open” to houses.

Generally contact with the shell is so quickly established, that it is impossible to ascertain whether the hermit had already perceived it from a distance with its eyes, but in a few cases it was obvious that the animal suddenly perceived the house before it could reach it with the antennae: it went resolutely and at a quickened pace right to the shell (left the brim of the basin for it!) and began to inspect it actively. So they are certainly able to recognize a house at sight, at least when their “mind is open” to it.

The way in which the house is inspected, and the nimble movement with which the hermit slips into its new dwelling, are too well known than that they need to be described again. Very often the animals move into the first house they meet and are not interested any more in other shells – a circumstance, which made many experiments valueless. But fortunately others do not tire so quickly of moving: in some cases they moved three or four times either into a new house every time or alternately into a new shell and back into the former again. The old shell is often firmly kept hold of or it is dragged along over a considerable distance. Generally the hermit uses the discarded shell to draw itself up after moving into a new house, which as a consequence of the inspection is lying with its mouth turned upwards.

After moving the hermit nearly always displays this typical

reaction: the antennae are swung backwards and travel over the surface of the shell as if to probe the new situation. Sometimes the third and second pereopoda also grope backwards about the shell and now and again seem to lift it up in order to bring it into the right walking position, especially when the house is a little heavy. More than once it occurred that the animal retired entirely into the new house as if to try whether it was large enough for complete retreat.

As already stated the hermits often would not move or inspect a house more than once, which made many experiments useless, but others were longer inclined to move and inspected several houses. When these animals kept sitting quietly for a long time, they were started again by laying them "on their backs" in front of but at some distance from the houses. They are so little shy (JACKSON calls their usual demeanour as long as they are safely within their shells: "sleek impudence"); that this does not spoil the experiment: the hermit walks on quite unruffled along the brim of the basin till it finds the shells and eventually inspects them. When the animal refused to take any more notice of the houses, the experiment was concluded: the choice had been made. It is not often that a shell is accepted at a second encounter, when it has been refused at first.

Here follows a description of some examples, chosen so as to give a fair general impression of the 87 experiments that were carried out in all. (In 18, however, the animal refused to move).

Experiment 43. 22. VI. 1933.

A small *Eupagurus* in a *Hydractinia*-covered *Natica*-shell is given a clean and a *Hydractinia*-covered *Natica* to choose from. It meets the clean shell first and begins to inspect it and finds the umbilicus: that aperture seems too small! So it passes on and climbs over the *Hydractinia*-covered shell without inspecting it. Some moments later it meets the same house again, inspects it and moves into it. Now it pulls itself up at the old shell and inspects it for a moment and drags it along for some time but does not move back into it. Meanwhile it has several times swung back its antennae and felt with them over the surface of the new house. It walks about for some time but is not any more interested in houses.

Experiment 45. 23. VI. 1933, time: 11.10, temp.: 17.3°.

Rather small *Eupagurus* in a clean small *Buccinum* chooses between a clean and two *Hydractinia*-covered *Buccinum*-shells. First it inspects the larger *Hydractinia*-covered shell but does not move into it. Then the hermit meets the clean house and shifts to it. The antennae are swung backwards.

The hermit climbs wildly over all houses. Some moments later it moves

into the smaller *Hydractinia*-covered *Buccinum*, walks on and inspects the clean shell again and moves back into it.

11.20. *Eupagurus* meets the smaller *Hydractinia*-covered *Buccinum* again, inspects it but rolls it aside. It passes on and starts digging with its pincers in the sand.

11.25. I "start" the hermit and put the shells in the animal's place. The larger *Hydractinia*-covered *Buccinum* is turned round and round and once a pincer is inserted for a moment into the mouth but then the shell is rolled aside. The animal is busily digging again on the old spot.

11.30. *Eupagurus* walks along half the circumference of the basin and twice it starts back before the larger *Hydractinia*-covered shell. At last it passes this obstacle and meets its former house, which it only pushes aside in order to dig at that place.

11.45. The hermit finds its old shell again, inspects it for a moment but does not move into it – is not any more interested in shells.

Temperature at the close of the experiment 17.3°.

Experiment 54. 25. VI. 1933, temp.: 17.9°.

10.50. Large *Eupagurus* in a *Hydractinia*-covered *Buccinum* that seems rather small for its inhabitant, chooses between two larger *Buccinums*, one clean and one covered with *Hydractinia* and very well matched in other respects.

Eupagurus walks very slowly along the brim of the basin in the direction of the houses and sits quietly just by their side without perceiving them.

11.00. The hermit is shifted to another position and the shells are laid in its place. Slowly it walks to the houses again, meets the *Hydractinia*-covered *Buccinum*. Two legs are laid upon it and a lengthy "fingering" of the surface "with all legs" follows. Then the animal climbs over it till it reaches the aperture on the other side. Pincers and legs are inserted into the mouth of the shell: a thorough inspection. For some time the hermit sits quietly with its pincers in the aperture, at last it moves into the new shell, draws itself up at the old house and swings its antennae backwards. For some time it keeps sitting with legs upon the old house.

11.10. The old house is inspected again briefly and *Eupagurus* walks on. Presently it sits in front of the clean shell with one pincer in the aperture but it does not inspect the house. The hermit returns to the old house but does not inspect it. A few minutes later it puts two legs on the shell again and proceeds to inspect it. Again it sits quietly for some time with the larger pincer in the mouth of the shell, but passes on. Several times it touches alternately the clean shell and its own old house. At last it seems on the point of inspecting the clean shell, but one leg happens to touch the other house and now the pincers are inserted into this one and the hermit seems to have lost the other. It seems as if the animal hardly distinguishes the two houses from each other and passes from one to the other without noticing it. After a moment it walks away and will not inspect houses any more.

Temperature at the end of the experiment 18°.

Experiment 57. 26. VI. 1933, temp.: 16.9°.

9.40. A middlesized *Eupagurus* without a shell may choose from: one large *Hydractinia*-covered *Natica*, two clean *Buccinums*, one *Hydractinia*-covered *Buccinum*, one *Buccinum* with a dead crust of *Hydractinia*.

First it meets the *Natica* and of course adopts it as a covering. Walking on it finds the smaller clean *Buccinum*, which is seized with the small pincer and dragged along over a considerable distance. At last the hermit proceeds to inspect it and moves into it. The antennae are swung backwards. The *Hydractinia*-covered *Buccinum* is walked over but not taken any notice of. After some time the animal finds this shell again and inspects it very thoroughly – also with all legs round the circumference. For some time it sits quietly with pincers in the mouth of the shell but “decides” not to move.

Eupagurus walks for some time over all houses and once the pincers are inserted for a moment into the *Natica*. Sometimes it clasps all legs round a house so that it seems going to inspect the shell. Only much later, however, it inspects the larger clean *Buccinum*, moves into it and repeatedly swings its antennae backwards. Once it turns the shell with its top perpendicularly upwards.

10.05. *Eupagurus* climbs over the *Hydractinia*-covered *Buccinum* – one pincer even passes into the aperture – but it does not inspect the shell. In this way it touches the shells now and again without inspecting them.

After some time it comes near the *Hydractinia*-covered *Buccinum*, points at it with the antennae (BROCK’s “Signalreaction”), but does not go to it.

Concluded at 10.25 (temp.: 17°).

Experiment 74. 1. VII. 1933.

A small *Eupagurus* without a house may choose between a clean and a *Hydractinia*-covered *Buccinum* and a large *Hydractinia*-covered *Natica*. It walks calmly along the brim of the basin and apparently recognizes the *Hydractinia*-covered *Buccinum* before or at the moment the antennae can reach the shell: it suddenly makes right for the house at a quickened pace. It climbs on the shell, inspects it briefly and moves into it. Several times the antennae are swung backwards. The hermit climbs over the two other houses: the clean *Buccinum* is not taken any notice of; the *Natica* is “fingered” on the outside and then the hermit searches for the mouth: it turns the shell round and round, so it has recognized the shell before the mouth was found. Presently it inspects the inside and moves into it. The antennae are swung backwards several times. After this it walks about for some time but does not move any more.

Experiment 75. 5. VII. 1933.

A small *Eupagurus* in a *Hydractinia*-covered *Buccinum* chooses between a clean and a *Hydractinia*-covered *Natica* and one with a dead crust of *Hydractinia*. Almost at once it has reached the shells, so rapidly, that nothing can be inferred about recognition from a distance. The clean *Natica* is thoroughly inspected: first the inside, then it is turned round and round till some air escapes – again it is turned round and more air escapes. Then the hermit “jumps” into it and swings its antennae backwards.

Later the *Natica* with the dead crust is inspected and twice the *Hydractinia*-covered shell, but *Eupagurus* does not move.

For the third time the *Hydractinia*-covered *Natica* is “fingered” but not accepted.

A smaller clean *Natica* is added and the hermit “started” again. Soon it meets the new shell, inspects it and turns it round and round: air escapes.

The animal moves into the new shell and swings its antennae backwards.

Apparently the hermit is able when inspecting the inside of the shell to perceive the air in it as "something undesirable" and tries to remove it by turning the shell round and round.

Experiment 78. 5. VII. 1933.

Rather small *Eupagurus* chooses between a clean and a *Hydractinia*-covered *Buccinum*. At once it walks over to the shells, touches the *Hydractinia*-covered house with its antennae and at once proceeds to inspect the shell, which it must have recognized before the aperture was found. The hermit moves into the new house and swings its antennae backwards. Also its legs clutch backward round the shell. Then the animal shifts fore- and backwards in its house: air?

For some time the old house is kept hold of; once it is left for a moment but very quickly the hermit returns to it and puts a pincer on it. It keeps sitting beside the shell, always touching it with a leg. Again antennae and legs move backwards over the house. The old house is "fingered" now and again.

The new house is turned with its top perpendicularly upwards: air?

Walking on the hermit comes in front of the clean white house, touches it and turns immediately back: afraid?

Eupagurus is "started" again and several times it approaches the white house, sometimes even touches it with the antennae, but it will not inspect the shell and even seems to avoid it sometimes. So the clean house has practically no chance compared with the other shell.

Experiment 80. 6. VII. 1933.

1.45. A very small *Eupagurus* in a *Littorina* may choose between a clean and a *Hydractinia*-covered *Littorina*. It makes almost a bee-line across the basin to the shells, which it must have recognized from a distance. The *Hydractinia*-covered *Littorina* is reached first and briefly inspected, then the hermit passes on to the clean one. This is thoroughly inspected and then the animal moves into it. The antennae are swung backwards. The hermit keeps firmly hold of the old house, and though sometimes leaving it for a moment, the animal always returns to it quickly. At last, after groping a few times with its legs backwards round the house, *Eupagurus* walks on in the direction of the *Hydractinia*-covered shell, which again it seems to recognize from a distance. It touches the *Littorina* with its antennae but does not inspect it. (The perception of "*Hydractinia*" is not always sufficient to stimulate the animal to inspection of the house). After a few moments *Eupagurus* meets its old house again, inspects it but does not move into it. Now and again the *Hydractinia*-covered *Littorina* is passed over with the antennae but not inspected any more.

Concluded 2.10.

Experiment 81. 6. VII. 1933.

2.20 A rather large *Eupagurus* in a *Buccinum* densely covered with *Hydractinia* is given choice between a clean, and a *Hydractinia*-covered *Buccinum* and one with a crust of dead *Hydractinia*.

At first it keeps walking to and fro at the opposite side of the basin and turns back as if shying at the shells every time it sees them. At last it "collides" with the *Buccinum* with dead *Hydractinia*, climbs over it to the clean shell, which is inspected. *Eupagurus* moves into it and swings its antennae backwards over the new house. Then the hermit retires entirely into the shell and repeats this a few times. Again it moves its legs and antennae backwards over the house. Somewhat later it finds the *Hydractinia*-covered *Buccinum* but only climbs over it. Its own old house and the one with dead *Hydractinia* are rolled aside in order to dig in the sand at that place. Again the antennae are swung backwards and the legs grope about the shell. When two legs touch the *Hydractinia*-covered *Buccinum* this is inspected but the hermit does not move.

2.29. The *Buccinum* with dead *Hydractinia* is inspected and the animal moves into it. After swinging back its antennae the hermit disappears entirely into its new house twice or thrice. Then it is digging in the sand among the houses, which it sometimes pushes aside but does not inspect any more.

A smaller pair of houses – clean and *Hydractinia*-covered – is laid into the basin. The hermit climbs over both shells but does not proceed to inspect them. It keeps walking to and fro at one end of the basin, where perhaps it sees its reflection. So the basin is shifted a little so that the houses are at the side where *Eupagurus* kept going to. Presently it happens to touch the *Hydractinia*-covered shell: it walks on for a moment but suddenly turns back to the house as if it recognized it all at once. *Eupagurus* inspects the shell and moves into it, swinging its antennae backwards and groping with its legs about the new house after the shifting. Then it keeps moving fore- and backwards in the shell: air? Again it retires entirely into the house and feels with legs and antennae backwards.

Suddenly it "sees" the clean shell: in one stride it has reached the shell and puts a pincer on it, yet it does not proceed to inspect the house. Again it retires with a jerk into its shell and keeps shifting fore- and backwards like the piston of a pump till a large bubble of air escapes, which apparently inconvenienced the hermit. Once again it disappears completely into its house and another airbubble is expelled. After this the hermit walks calmly about but does not take any more notice of the shells.

Concluded 2.45.

Experiment 85. 7. VII. 1933.

A clean and a *Hydractinia*-covered *Buccinum* and one with a dead crust of *Hydractinia* are placed at regular distances along the brim of the basin and a large *Eupagurus* is put in the middle of it. The hermit walks slowly to the brim of the basin, "signals" the clean house and gives it a wide berth. Walking backwards the hermit encounters the *Hydractinia*-covered *Buccinum* and climbs on it. At once the animal is more interested: "fingers" the shell and proceeds to inspect it and moves into it. The antennae are swung backwards. The old shell has served the hermit as a support to draw itself up and is dragged along over a considerable distance. Again the animal feels with legs and antennae backwards and once or twice it retires completely into the new house. At last it releases the old shell and walks on. Meeting the clean shell, it touches this house with antennae and a pincer, but does not inspect it. This is repeated twice again. Again and again the animal swings

its antennae backwards or gropes with its legs as if it was not completely at its ease. After a moment it touches the *Buccinum* with dead *Hydractinia* with the antennae but does not proceed to inspect it.

Eupagurus is "started" again from the middle of the basin. It walks to the clean shell, touches it with a pincer but will not inspect it. After a moment it finds the shell with the dead crust and inspects it perfunctorily but does not move. Neither will it inspect its own old house, even though one of the pincers passes into the aperture for a moment.

Experiment 87. 7. VII. 1933.

2.30. A midsized *Eupagurus* in a clean shell is placed in the middle of the basin, while a clean and a *Hydractinia*-covered *Buccinum* and one with a dead crust of *Hydractinia* are lying at regular distances along the brim. Walking backwards the hermit collides with the *Hydractinia*-covered shell and climbs over it. Then it walks to and fro between the clean and the *Hydractinia*-covered house. Coming to the *Hydractinia*-covered *Buccinum* again, the hermit lays some legs on it and proceeds to inspect it. The shell is turned round and round and inspected again but then it is turned away. The shell with the dead crust is passed by without inspection. Again the animal walks to and fro and seems to start back a little every time it passes the clean shell.

2.40. *Eupagurus* is placed near the clean house: it walks away rapidly. Then the basin is rotated over 120° . Again after some hesitation the hermit now proceeds to inspect the clean *Buccinum* and moves into it. The antennae are swung backwards and the hindlegs grope about the new house. For some moments the animal keeps hold of the old shell, then it calmly walks away. Again the hindlegs grope backwards. Meeting the old house again the hermit climbs over it but does not inspect it, though one pincer is resting for some time on the lip of the aperture. Then *Eupagurus* finds the *Hydractinia*-covered shell, touches it with some legs and seems rather excited: "dances" on outstretched legs. Then the animal walks away but returns immediately, touches the shell again with its legs but turns it aside without inspecting it.

Its own house is turned with the top perpendicularly upwards: air!

Concluded 2.50.

From such observations a conclusion can be drawn only with the utmost caution and absolute certainty cannot be attained, because of a number of unknown and uncontrollable factors. Counting the number of experiments in which the animal finished with settling into the *Hydractinia*-covered shell, this amounts to 41 out of 66 cases. But only in 21 of them both shells were inspected or tried on and in 16 of these the clean house was finally chosen. These numbers certainly do not prove a marked predilection for shells covered with *Hydractinia*.

Something more can be inferred from those 21 cases in which both houses were inspected, though it cannot be denied that several other factors — especially concerning the inside of the

shell – may have influenced upon the choice, for absolute similarity – excepted the covering of *Hydractinia* – cannot be secured. But exactly this importance of the interior of the shell seems to me a matter of great moment in drawing our conclusion.

Several times during the course of these experiments it appeared that the animals recognized the clean shells – especially when they are very light coloured – less easily than those covered with *Hydractinia* and seem less inclined to inspect them. Sometimes they even seem to avoid clean shells or start back before them. Also the less rugose surface often causes that contact with the antennae is not sufficient to stimulate the hermit to inspection of the shell it has just met. This may be the explanation of the great number of experiments in which the *Hydractinia*-covered house was first recognized and inspected, after which the animal was not interested any more in the clean shell. Possibly *Eupagurus* may even have formed an association between the tactile perception of *Hydractinia* and the “idea”: house; in other words: *Hydractinia* means a characteristic (Merkmal) of the house (Merkmalsträger). It is, however, not an all important factor, for in 16 out of 21 cases in which both shells were inspected, the clean one was finally chosen. Also the behaviour of the animals when inspecting the houses, shows clearly, that their exterior is of little importance: it is only perfunctorily investigated. Generally the hermit “fingers” the exterior of the shell only just as long as is necessary to find the aperture. When the mouth is found, all attention is turned towards the interior. Only when there is air or sand in the shell it is turned over and over again to remove these inconveniences. The fact that in many cases a new house is “tried on” and discarded again in favour of the old one, proves that after all the interior of the shell alone determines whether it is better than another.

The demeanor of the animals is very different indeed. It is not often, that they are quickly decided and move without looking back at the old house. Often the inspection is a very lengthy affair, several times interrupted whilst the hermit sits quietly with its pincers in the aperture of the shell and cannot “make up its mind”. The attraction of the new house does not seem very strong!

And very often the animal keeps firmly hold of the old shell

or drags it along for some time. More than once it finishes with moving back into it. All this proves beyond doubt that *Eupagurus* chooses between the shells: a comparison, which is sometimes decidedly in favour of one of the two, but more often uncertain, so that only trying the new shell clinches the matter. So THOMPSON (1904) in general is right, when he says, that the choice is made by "actual trying" but it is certainly not true that previous inspection only teaches the hermit that the shell is "hollow, empty and clean". Without doubt they also compare the sizes of the two houses, for only very exceptionally a hermit will move into a house that is smaller than its own.

Another point mentioned by THOMPSON in favour of the view that *Eupagurus* has a predilection for dextral shells, seems to apply here. When a single dextral shell is dropped into an aquarium which contains a number of *Eupagurus* and many sinistral shells, this unique house – after some time – will always be found inhabited. THOMPSON explains this in the following way: the animals, moving constantly but shifting back to their old houses when the new one is not suitable, will not abandon the dextral shell once they possess it. Similarly in the basin where my material was stored, the clean houses remained tenanted though there was an ample supply of *Hydractinia*-covered shells: this does not seem to denote a marked predilection for houses with *Hydractinia*.

So the conclusion drawn from these observations on the shifting of houses in *Eupagurus*, may be: psychologically *Hydractinia* has not the same significance for *Eupagurus* as symbiotic anemones have for Pagurids, with which they are associated, for there is no majority of cases in which a *Hydractinia*-covered house is preferred to a clean one. The possibility must be admitted, that *Hydractinia* may have obtained the meaning of a characteristic by which houses can be recognized.

In this series of experiments the hermits so seldom took any notice of the shells with a dead crust of *Hydractinia*, that nothing can be inferred concerning the question, whether they distinguish between living and dead *Hydractinia*, but it would seem – exactly from this almost complete neglecting of them – that for the association with the "idea": house, a living colony of *Hydractinia* is required.

At the close of this chapter I will describe a typical reaction, which my hermits displayed several times. The animal takes a

firm footing with all legs stretched and turns its abdomen round so that the top of the shell points perpendicularly upwards. In one case air escaped through the holes, which had been drilled in the top of the house, and since it appeared on several occasions that there was air in the shell when the animals displayed this reaction. Under natural circumstances it is hardly possible that air gains entrance into the house, but sand may be scooped into it during the inspection of the shell and indeed sand was in one case observed to be removed in the above described way. Presumably this reaction is a means of removing undesirable matter that was not found and cleared away before the house was adopted. Meanwhile in the given unnatural circumstances it served the same purpose as the air ascended into the upper whorls, where it did not inconvenience the hermit any more.

Moreover *Eupagurus* disposes of another means of expelling air from its house: it shifts quickly and vigorously fore- and backwards in its shell like the piston of a pump till the air escapes through the aperture of the shell. Like the former, this reaction also will be meant to remove other undesirable matter, perhaps a.o. faeces.

DOES HYDRACTINIA SHARE IN THE FOOD OF EUPAGURUS?

The second question concerning the relation between *Eupagurus* and *Hydractinia* was: does *Hydractinia* take its share from the food of *Eupagurus*? Experiments or observations on this point have never been made, but generally it is affirmed in literature as a matter of course.

JACKSON (1913) calls *Eupagurus* an omnivorous feeder, and essentially a scavenger, but he does not give many particulars. Important is his description of the way in which *Eupagurus* scoops up small particles with its left chela and tosses them between the mouthparts, where they are sifted.

ORTON (1927) studied the mode of feeding of the hermit crab more specially. Besides of small worms, molluses, crustaceans, etc. (probably with much seasonal variation) its food consists for a considerable part of detritus. ORTON enlarges upon *Eupagurus*'s special mode of feeding by scooping detritus-particles with the small pincer to the mouthparts, which are much weaker than those of really carnivorous crustaceans, e.g., crabs. This rather untidy way of feeding would seem to be of

great advantage to the symbionts of the hermit and especially to *Hydractinia*. But also shreds of larger pieces of food, which are torn apart, may easily fall to the share of the symbionts, especially when *Eupagurus* fights with or flees for contesting congeners.

It seems probable to me that the hermit will specially seek for animal particles among the detritus, and ORTON himself used *Pecten*-juice as a means of making them eat again when they had stopped scooping detritus.

BROCK (1926) has also observed this peculiar way of feeding in *Pagurus arrosor* (Herbst) but treats more specially of the manner in which the hermit perceives and finds its food by means of chemoreception. The arising of a "chemosector" (made visible with carmine), within which the animal seeks the food it has scented, was also observed in the course of my experiments.

BROCK noticed the particular behaviour of his animals when the meat, used in the experiments, was not altogether fresh and called it "Vermeidungs-reaktion" (avoiding-reaction): the hermits were chemically stimulated by the food and sought for it but coming nearer they were repelled and gave it a wide berth. This is their reaction to repellent but innocuous matters. It occurred several times during my experiments.

As for the food of *Hydractinia*, next to nothing is known about it. MARTHA BUNTING (1894) states that *Hydractinia* "lives upon animal food" and often captures the young *Eupaguri* as they swim out of the shell.

BROCK (1928) calls Hydroids in general: "arge Raubtiere"; so they are typically carnivorous and presumably *Hydractinia* will not be an exception to this rule.

METHOD.

To ascertain whether *Hydractinia* shares in the food of *Eupagurus*, the latter was fed with coloured food, particles of which would be visible within the hydranths in case *Hydractinia* had ingested them. The food consisted of freshly opened mussel coloured during some hours with methylene blue or carmine in ammoniacal solution. In the latter case it was thoroughly rinsed for some hours in running water to remove each trace of ammoniac. Mussel coloured with neutral red was always promptly rejected.

This coloured food was cut in pieces of a suitable size for the hermit to work upon with its pincers, or it was very finely divided by means of a domestic instrument with six circular rolling knives, so that the food could be handled by the hermit like detritus. Very soon it became evident that not all parts of the mussel were accepted with the same eagerness: liver and kidney's seldom find favour but mantle and muscles generally are readily accepted.

The experiments proceeded as follows. A hermit crab with a well developed *Hydractinia*-colony on its shell was placed in the same basin as was used for the experiments on moving, on a bottom of clean sand, which was rinsed or renewed before each experiment. When the animal sat still or walked calmly, I looked through a binocular microscope in what condition of expansion the hydranths of *Hydractinia* found themselves. At a suitable moment a portion of coloured mussel was brought very cautiously into the basin between two small glass spoons and spread on the bottom at some distance from the hermit, which generally took not the slightest notice of these proceedings. After a shorter or longer time, however, it "smelt" the food and began to walk and seek for it. After some time the mussel was found and eventually eaten.

When the animal had finished, I counted through the binocular microscope how many hydranths of *Hydractinia* contained a particle of the coloured meat. It was not always possible to give exact numbers because often several hydranths had fastened themselves on the same morsel and they were not individually discernible. So the number could be estimated only and it was always kept on the low side. Only the hydranths on the upperside were taken into account, because the lower ones, which were dragged through the food, collected so much of it that their condition seemed unnatural. Nevertheless exactly these lower hydranths, which generally are longer and sturdier than the others, will be of great importance for the collecting of food.

In two or three experiments *Eupagurus* was put upon a layer of silt (which had settled on the bottom of one of the seawater-tanks), in order to observe the scooping of detritus on a natural substrate. This, however, always proved a failure: the animals seemed to be so very uncomfortable on this completely soft bottom that they staggered wildly against the brim of the basin and would not calm down. This tallies with several faunistic

data, which show that *Eupagurus* does not occur on completely soft bottom. Wherever this species was found on silt this was always mixed with stones or shells, which procure a firm hold for the legs.

EXPERIMENTS.

Obviously the course of these experiments depended very much on the appetite of the hermits and it proved rather a handicap that they seemed to like the coloured mussel less than the natural product. Sometimes they refused to eat or they sought eagerly for the food but gave it a wide berth when they came in the neighbourhood (Brock's "Vermeidreaktion") or recoiled as soon as they touched it. In these cases the meat "smelt" attractive from a distance but repelled when "smelt" (or "tasted") from near by.

Also the curious case occurred that a hermit rejected a morsel after grasping it with its pincers but ate from it when I put the same morsel between its mouthparts. This might indicate that the meat "smelt" bad but "tasted" good (perhaps due to the ammoniac not being entirely washed out). The same thing – but less sharply defined – was visible, when the animal, though eating of the food, meanwhile kept pushing away the sand with its pincers. This pushing away of the sand is a sure sign, that the hermit does not like the "smell" of the meat and curiously enough the movement is the exact reversal of the scooping up of detritus. Pushing away the sand is often accompanied by stroking of the antennae and antennulae as if they needed cleaning.

Here follows a description of some selected examples which represent a fair average of these experiments.

Experiment 3. 23. VI. 1933.

A large *Eupagurus*, densely grown with *Hydractinia*, sits quietly when a portion of finely divided methylene blue mussel is spread on the bottom. The blue colour is drawn to the animal in a "chemosector." After about five minutes, when the colour reaches it, the hermit stirs up and walks almost straight to the food. First it finds a few scattered particles, then the bulk and eats greedily of it. After a while the hermit walks away with quite a lump between its mouthparts from which it eats steadily.

The hydranths of *Hydractinia* are very well expanded and five or six are filled with blue meat.

Experiment 6. 29. VI. 1933.

Time 5.25. Some finely divided methylene blue mussel thoroughly mixed

with sand is spread on the bottom of the basin opposite a large *Hydractinia*-covered *Eupagurus*. Very soon the hermit sits in the middle of the blue patch and starts scooping up the sand with both pincers alternately. Unfortunately it stops very soon.

5.37. *Hydractinia* is well expanded and several hydranths are blue with the coloured meat.

During the meal suddenly a *Nereis fucata* comes out of the shell, creeps along the branchiostegite (just above the coxae of the legs) of *Eupagurus* to the mouthparts, where it takes its share from the food.

Experiment 14. 4. VII. 1933.

A middlesized *Eupagurus*, which refused minced blue mussel mixed with sand, is given a new supply without sand. In a moment it has found the food and greedily eats a great deal of it.

The hydranths of *Hydractinia*, which were rather contracted at the beginning of the experiment, are very well expanded and actively moving but none have caught a blue particle.

Experiment 16. 5. VII. 1933.

4.35. A smallish *Eupagurus* is placed into the basin on clean sand. The hydranths of *Hydractinia* are fairly well and very equally expanded.

Finely minced methylene blue mussel is spread on the bottom of the basin. Very calmly the hermit walks over to it and eats eagerly. It remains in the same place but shifts fore- and backwards in its shell and gropes backwards with legs and antennae. By and by it penetrates farther into the blue area and keeps eating for some time. At last it walks away with a lump of meat between its mouthparts.

4.55. The hydranths of *Hydractinia* are beautifully expanded and actively moving but only two contain some blue meat. The smallness of this number is probably owing to the very calm demeanour of *Eupagurus*, which made but little stir in the water.

Experiment 20. 6. VII. 1933.

3.30. A large *Eupagurus* is placed into the cleaned basin. It sits quietly with moving mouthparts. The hydranths of *Hydractinia* are moderately expanded.

3.35. Finely minced carmine mussel mixed with some fresh musseljuice is spread on the bottom, at some distance from the hermit. After one or two minutes the animal starts walking.

3.40. It has found the food and sits eating at the edge of the red area, but will not penetrate farther into it; at first it even retires a little. The hermit keeps groping for food though its mouthparts are crammed with it. On the whole its demeanour is very calm.

4.25. The hydranths of *Hydractinia* are well expanded and four or five have red contents.

Experiment 29. 8. VII. 1933.

Two rather large pieces of carmine mussel are laid opposite a hermit-crab. Presently the animal finds one of them and starts tearing it up and eating from it. Very soon, however, the animal leaves off and tosses the meat

away. After this the hermit keeps walking round and round, passing several times over the pieces of mussel, which sometimes are brought to the mouthparts but never eaten. It does not seem to like the food very much.

The hydranths of *Hydractinia* are very well stretched but none have caught some red particles.

Experiment 33. 11. VII. 1933.

The basin is rinsed and a large *Eupagurus* placed into it, which sits quietly when the minced carmine mussel is spread on the bottom. After a moment the hermit walks calmly in the direction of the meat, but suddenly it alters its course as if to avoid the red area. Somewhat later, arrived amid the red particles, it pushes the sand away and quickly walks on without eating.

Next time when it reaches the food the animal again refuses to eat. Nevertheless when I put some of the same meat between its mouthparts the hermit accepts it.

The hydranths of *Hydractinia* are well expanded and though *Eupagurus* did not eat, ten or fifteen polyps have caught some red particles owing to its running about.

Experiment 36. 12. VII. 1933.

4.45. After thrice rinsing the sand a hermit is placed into the basin. When it sits quietly, finely minced carmine mussel is added. The animal begins to walk before the particles have completely settled. Presently it runs very excitedly into the red area and eats with much bustling, groping right and left with its pincers and cramming its mouthparts with the meat.

4.50. The upperside of the shell is quite scattered with red particles: at least twenty-five or thirty hydranths of *Hydractinia* are coloured with it.

Quick moving on the part of the hermit apparently favours *Hydractinia*'s chances of capturing something of the meal.

Experiment 37. 12. VII. 1933.

The sand in the basin is rinsed and a small *Eupagurus* placed into it. The animal walks about calmly.

4.55. Minced carmine mussel is spread on the bottom. A "red cloud" is drawn towards the animal and as soon as this has reached the hermit, the mouthparts of the animal start moving actively. After a moment *Eupagurus* walks calmly, now and again "sampling" the sand, and guided by some scattered particles, to the red area, where it keeps eating for some time.

5.10. The hydranths of *Hydractinia* are maximally stretched and actively moving in search of food; eight or nine contain red morsels.

Experiment 46. 19. VII. 1933.

A large *Eupagurus*, densely covered with *Hydractinia*, is placed into the tank on a fresh layer of sand. It sits quietly and the hydranths are well expanded.

Minced methylene blue mussel is laid on the bottom and after some moments the hermit walks in the direction of the food, feeling in front of itself with antennae and small pincer. When it has found the meat it eats slowly for some time. Suddenly it starts pushing away the sand and walks away with its mouthparts crammed with meat. When the lump has been rejected, one hydranth of *Hydractinia* at the edge of the mouth of the shell contains blue contents. It is remarkable that all hydranths at the edge of the

mouth are hanging down so as to touch or nearly touch the back of *Eupagurus*. All are maximally expanded and searching actively.

Experiment 47. 19. VII. 1933.

A small hermit is placed into the same basin without altering anything in it. While *Eupagurus* seeks for the meat, the hydranths of *Hydractinia* stretch themselves. As soon as the animal has reached the blue area it turns back and sits quietly with actively moving mouthparts but pushing away the sand with its pincers: a sign that it does not like the "smell" or "taste" of the food.

With a thermometer I "start" the hermit again in the direction of the blue area and again it starts back on reaching the spot. For the third time it is pushed to the very edge of the blue patch and this time it starts eating. Presently it walks away with a lump between its mouthparts from which it eats though it keeps pushing away the sand. It seems that the blue meat "tastes" better than it "smells".

The hydranths at the edge of the mouth of the shell are hanging down. All are very well expanded and four or five have blue contents.

Experiment 49. 19. VII. 1933.

A rather small *Eupagurus* is placed on the rinsed sand in the basin; it sits quietly with moving mouthparts. The hydranths of *Hydractinia* are well stretched.

Minced methylene blue mussel is added. After a moment the hermit makes a bee-line for it and eats greedily, cramming its mouthparts with the meat. The animal shifts fore- and backwards in its house and consequently some blue particles on its back are pushed against the hydranths, which are hanging down from the edge of the shell. The hydranths are very well stretched but only two small groups at the edge of the mouth - obviously the most advantageous position - have caught some blue morsels.

Experiment 55. 21. VII. 1933.

After rinsing the sand a small *Eupagurus* in a *Natina*-shell is placed into the basin, where it walks about very actively. The hydranths of *Hydractinia* are rather well expanded.

When minced carmine mussel is added, the hermit becomes so lively that it has to be checked with a thermometer. When released it walks right into the red area and starts eating voraciously, grasping with both pincers and cramming its mouthparts with the meat. Then - eating steadily - it retires against the brim of the basin. At last it has only a tough piece of muscle left, of which it eats half and drops the rest.

The hydranths of *Hydractinia* are beautifully expanded and the upperside of the shell is entirely scattered with red particles, as a consequence of the hermit's liveliness.

In this way 57 experiments were carried out.

In 6 cases no hydranths contained coloured food.

" 36	"	1-10	"	"	"	"
" 4	"	15-20	"	"	"	"
" 1	"	25-30	"	"	"	"
" 10	"	many	"	"	"	"

So in the majority of cases (nearly $\frac{2}{3}$) ten hydranths at most had captured a particle of the food of *Eupagurus*. The experiments in which fifteen or more polyps were coloured, do not amount to $\frac{1}{3}$ of the total number.

From these experiments it is evident that:

1. the same chemical stimulus that rouses *Eupagurus*, is also adequate for *Hydractinia*, for whenever *Eupagurus* starts searching for a meal it has scented, the hydranths of *Hydractinia* stretch themselves and move about in search of food. So they consume the same kind of food, which is essential for a "table-partnership".

2. *Hydractinia* certainly profits to some extent by the meals of *Eupagurus*. How much food it collects depends very much from the movements of the hermit. When *Eupagurus* feeds calmly, *Hydractinia* will not have much chance of a considerable share in the meal, but when the hermit is excited and makes quite a stir, *Hydractinia* will generally have many opportunities of catching a morsel. It is immaterial in this connection, whether *Eupagurus* himself is eating or not; only the stirring up of food-particles is essential. Yet it seems to me that the quantity of meat captured during each experiment was not sufficient to justify the view that the meals of *Eupagurus* yield a regular supply for *Hydractinia* on which it can depend for its daily nourishment. Probably the Hydroid profits more, and more regularly, by the wanderings of the hermit, during which it is dragged along over the bottom and has many a chance of capturing small animals, aroused by the passing of the crab. I am the more inclined to this view because I think that *Hydractinia* is a regular carnivore and less of a detritus-eater than *Eupagurus* is said to be.

In this connection the result of a few experiments can be brought forward, which are the counterpart of the foregoing series. Plankton was sieved through plankton-gauze and to the diminished quantity of "crowded" seawater neutral-red (a very strong brownish solution in tapwater) was added till the seawater was coloured about orange. The plankton – especially the Copepods – became dark red in a very short time. It was poured out into a basinful of fresh seawater in which one or two *Eupagurus* were placed and kept during the night. Next morning *Hydractinia* was coloured slightly red and in about ten or fifteen hydranths dark red contents were visible. In another experiment, when *Eupagurus* was kept for two nights and a day in the

solution of neutral red, at least forty or fifty hydranths had caught some coloured plankton-organisms.

Looking through the binocular microscope it was directly visible that *Hydractinia* captures living plankton. Several times I could see how a Copepod swam against the *Hydractinia*-covered shell and almost instantly sank paralysed among the hydranths, which then proceeded to ingest it. Also Megalopas were noticed sitting among the polyps as if unable to get away though they were still moving their legs. On another occasion a small worm, possibly a Nematode, was overpowered by several hydranths notwithstanding its frantic wriggling.

So *Hydractinia* is undoubtedly an eater of living plankton and probably this is its chief source of nourishment, though it takes a share in the meals of the hermit-crab. Especially when *Eupagurus* is consuming animal food *Hydractinia* will be stimulated and stretch its hydranths in search of some stray morsels: its movements and its reaching down to the back of *Eupagurus* are unmistakable in their meaning. Yet I am convinced that *Hydractinia* is perfectly well able of securing enough food without the help of *Eupagurus*, provided that it is living in moving water, which constantly supplies fresh plankton. The great advantage of its position on the shell of the hermit-crab lies in the latter's mobility (which can be substituted for the motion of the water) rather than in the chance of an occasional share in the food of *Eupagurus*.

THE SETTLING OF THE PLANULAE OF HYDRACTINIA.

When inquiring into the nature of the association between *Eupagurus bernhardus* (L.) and *Hydractinia echinata* (Flem.), one of the most important questions will be: in which way is the association established? How do the planulae find the shells of hermit-crabs? Are they attracted either by a chemical stimulus or by water-currents caused by *Eupagurus*, or do some of them happen to be picked up by chance when a hermit-crab crosses their way, while the greater part perishes after some time for the lack of a suitable substrate? The first case would be an argument in favour of the symbiotic nature of the association, whereas the latter agrees better with the view that *Hydractinia* is merely an epizoön on *Eupagurus*.

LITERATURE.

These questions have never been treated from this point of view, but there are a few papers on the development of *Hydractinia*, which furnish some useful data.

MARTHA BUNTING (1894) reared planulae from the eggs of *Hydractinia* and described the segmentation and further development. On the whole I adopted her method. Though the temperature at Woods Hole must have been several degrees higher than at Den Helder during my experiments – BUNTING once mentions a temperature of 24° C. when the eggs were deposited, whereas the average temperature in the Laboratory at Den Helder was $15-17^{\circ}$ C. – the development took about the same time in either case: in 36–48 hours the eggs would have developed into mobile planulae. But the time of discharge of the ova seems to be different: BUNTING mentions 9.30–10.30 p.m., but in my dishes the young stages of two and four cells were found at 9.00 or 9.30 in the morning, so the eggs must have been deposited some hours earlier at about 6 or 7 o'clock, at least when we assume, that the first cleavages proceed in the same way. As a matter of fact according to HARGITT (1911), whose paper also contains the useful information that the eggs of *Hydractinia* sink to the bottom and therefore can be kept in running water, the ova can be discharged at several different times of the night, sometimes at midnight, sometimes at $\frac{5}{6}$ or 6 o'clock in the morning.

Curiously enough it took the fixed planulae in BUNTING's experiments twice as long (4 days) to develop into polyps as in mine: after two days two or four tentacles were visible. It is true that I did not look whether the mouth had been formed.

AURIVILLIUS (1891) emphasizes the fact that the colonies of *Hydractinia* always begin their development on the columella lip of the shell's mouth right under the hermit-crab and he regards the choice of this advantageous spot as an adaptation of *Hydractinia* to the symbiotic life with *Eupagurus*. This is not in accordance with the result of my experiments and a different statement is also made by MARGARET COLLCUTT (1898): "a small colony is usually situated near the edge of the shell" (the edge presumably being the outer lip).

METHOD.

With the purpose of experimenting upon this question planulae were reared from the eggs in the following simple manner.

One or two shells covered with pink female colonies of *Hydractinia* (with or without *Eupagurus*) and one or two with pale-coloured male colonies were placed together in a shallow glass dish with a diameter of about twenty cm and a depth of five to seven cm. The dish was filled to the brim with seawater and put under a very feeble jet of seawater, running constantly (night and day) from a tapering glass tube fixed with rubber tubing to the seawater-system. Four experiments could be conducted simultaneously as there were four jets available.

When the dishes were prepared in this way in the afternoon, a great many eggs would have been deposited as a rule by next morning, most of them already cleft in two or four blastomeres. After twenty-four hours these would have developed into planulae, some of them still retaining an oval shape, the more advanced already broadened and truncated at the fore-end. During the next twenty-four hours the planulae stretched themselves to one and a half or twice their original length and became mobile. In three more hours most of them would have fixed themselves to some substrate. So presumably the mobile phase will last for twenty-four hours at least. During the mobile phase the planulae could be used for the following purposes:

A, to watch their demeanour directly through the binocular microscope, the optic part of which was movable along two horizontal axes, so that a moving planula could always be kept within the field of vision.

B, for some experiments concerning their settling on shells.

A. Behaviour of the planulae.

When observing the planulae of *Hydractinia echinata* (Flem.) through a binocular microscope, the first thing that strikes one (and which seems significant for their mode of life) is, that they are never swimming freely in the water but always crawl on the bottom. They glide along in the manner of *Turbellaria*, now and again raising their fore-ends and moving it to and fro, after which they often change the direction of their course.

At the end of the mobile phase the planulae fix themselves with the truncated fore-end to the substrate, while the "tail"

points more or less perpendicularly upwards, so that it looks exactly like a nail standing on its head. After some time the planula contracts to a round shape, hardly bigger than the blastula from which it arose. In due course the little ball stretches itself again and tentacles grow out at the top: the pink planula has developed into a white polyp. The first settling with the fore-end to the substrate, however, need not be conclusive: more than once such a "nail-formed" planula was observed to unfix itself again and crawl along for some time till it settled down once more. Perhaps the planulae "hold on" like this when stimulated by a sudden movement of the hermit or a water-current, which threatens to carry them away.

Several times I watched the behaviour of the planulae when a young *Eupagurus* had been placed into their dish. An actively crawling planula was kept in sight with the purpose of seeing whether it was attracted by the hermit. On the first occasion this seemed indeed to be the case: my first planula was joined by three others and after some time the young *Eupagurus* appeared into the field of vision of the binocular microscope. It sat quietly eating from a piece of mussel. One of the planulae fixed itself on the bottom before it had reached the hermit but three disappeared under the shell of *Eupagurus*.

On every other occasion, however, no trace of a directing influence of the hermit on the course of the planulae was discernible: they crawled in every possible direction, even in the close vicinity of the crab and when a planula was "followed" with the binocular microscope, it hardly ever "guided" the field of vision to *Eupagurus*. As a matter of fact this seems hardly possible in view of *Eupagurus*' mobility: the planulae proceed so slowly, that the hermit will almost always have altered its position before they have reached it.

Neither did the planulae show a very definite reaction when a walking hermit passed them. Only once or twice the movement in the water caused them to contract and alter the direction of their course.

A gathering of planulae just beside a small mussel suggested the thought that this Lamellibranch might be used to test the planulae's reaction to water-currents. Several (six or seven) times I put a small mussel into a dish with planulae and looked after some hours whether the planulae had been attracted by the water-current and had assembled on or near the mussel.

The result was always negative: only once or twice two or three planulae had settled on the shell, which is just sufficient to prove that there is no chemical stimulus, which drives the planulae away from it.

Neither was any directing influence of the water-currents visible when the behaviour of the planulae in the neighbourhood of a mussel was watched through the binocular microscope.

When neither a chemical stimulus from *Eupagurus* nor water-currents have any directing influence on the planulae, it looks as if they must find the suitable substrate purely by chance. So I watched their behaviour when they encountered a shell. One valve of a mussel-shell was laid into a dish with mobile planulae with its convex side upwards. When reaching it, a few planulae stayed huddled against the edge and perhaps these crept upwards later on, but most planulae contracted for a moment and then continued their course in a different direction, usually at about right angles to the former. Generally they altered their course even before they touched the obstacle, so it seems that the shell must be moving and overtaking the planula for the latter to be picked up. And here the profile of the shell probably plays a part. For, when I gently shoved the mussel-valve towards a group of planulae, so that they were just touched by the silt-particles in front of the shell, most of them contracted but directly afterwards raised their fore-ends with searching movements. In the case of the flat mussel-valve they did not find any "foothold" and dropped on the bottom again, but if it had been a Gasteropod-shell, the searching heads would have touched the round overhanging profile and could have fixed themselves to it. It is conceivable, that this is the way in which planulae are gathered upon the shells of walking hermit-crabs. Though more than once a planula was observed crawling upwards along the legs of *Eupagurus*, it is very improbable, that they should ever reach the shell in this way.

There is also a possibility that the planula becomes "aware" of the passing hermit by the shadow the latter casts over it. When a shell is gently pushed across the path of a moving planula so that its shadow does not fall over the larva, the latter will not or hardly react to it. But when the shell casts its shadow over the planula its reaction is definite: it contracts and alters the direction of its course, generally at right angles to the previous. This and the fact that the planulae often gathered

at one side of the glass dish in which they were reared, seemed an indication that they might be sensitive to light. The following series of experiments was carried out to test this point. A glass bell was entirely covered with black paper with the exception of one vertical stripe two cm broad and eight cm long. Under this bell a dish with mobile planulae was placed with its brim against the open stripe, which was directed towards the window. In this way only one comparatively thin beam of light fell into the dish. When after one or two hours the bell was removed, there was usually a gathering of planulae against the "window", which sometimes was quite pink with them. Most of the planulae in the vicinity would be directed with their fore-ends towards the light. The result of these experiments can be seen from the following synopsis.

no.	Under glass-bell from to	Result	Remarks
1	12.30-2.15	Many planulae against the "window"; many moving towards it	
2	3.30-4.30	Several against the "window"	Apparently not very mobile
3	9.00-10.30	Nearly all against the "window" or before it on the bottom. In the vicinity all heads directed to the light	
4	12.30-2.30	No gathering at the "window"	Young <i>Eupagurus</i> in the dish
5	3.00-5.00	"Window" pink with planulae. Several mobile planulae moving in the direction of the light	
6	9.30-11.30	No gathering at the "window"; mobile planulae moving in diverse directions	Young <i>Eupagurus</i> in the dish
7	9.30-11.30	Several against the "window"; some crawling towards it, others in diverse directions	
8	1.00-3.00	Definite gathering of planulae at the "window". Mobile planulae moving in several directions	
9	12.00-3.00	Definite gathering of planulae against the "window"; nearly all mobile planulae near it	
10	3.45-5.45	No gathering at the "window"	Young <i>Eupagurus</i>

no.	Under glass-bell from to	Result	Remarks
11	6.15-8.45 p.m.	Definite gathering of planulae at the "window"	
12	11.00-12.30	No gathering of planulae at the "window"	
13	12.30-2.30	Many planulae at the "window"; the others crawling in diverse directions	
14	10.00(?) - 12.15	"Window" pink with planulae and many assembled in the neighbourhood, though not directed towards the light	
15	10.30-12.30	No planulae against the "window" yet, but a great many moving towards it	
16	9.45-11.30	Definite gathering of planulae on the bottom before the "window"	Mussel in the dish has no directing influence. Perhaps the mobile phase was nearly at an end: many already fixed
17	12.15-2.15	Definite gathering against the "window"	

Only four out of seventeen experiments had a negative result: two (Nos 2 and 15) were doubtful and in eleven the result was positive. So they undoubtedly prove the planulae's sensitiveness to light, though they are insufficient to allow any further conclusions: whether the planulae are positively or negatively phototactic will probably depend on the intensity of the light and on internal and external conditions. Perhaps the intensity of diffuse light is of more importance than the direction of the rays: a lighted area might work as a "physiological trap", the planulae being unable to leave it because they start back at a certain minimal light-intensity. This would explain their crawling in sundry directions though they had assembled near the "window".

One experiment, in which planulae that looked distinctly mobile had hardly moved from their spot, presumably because

the light was intercepted by a screen, suggests that light may be necessary to stimulate them to any activity. To settle these questions, however, other experiments would be required.

In three of these experiments a young *Eupagurus* was put into the dish, because I thought it possible, that the planulae and *Eupagurus* seek the same optimal light-intensity, in which case light could be the agent, which guided the planulae to their suitable substrate. *Eupagurus*, however, was never attracted by the "lighted window" and seems phototactically indifferent. Remarkable is the fact that in all of these three experiments the planulae also failed to gather before the window, which is perhaps due to a disturbing influence of the hermit-crab, though this is puzzling in view of the planulae's indifference to its presence during former observations.

It is impossible to see any biological significance in this positive phototaxis of the planulae beyond the fact, that it prevents their moving into deeper and deeper water and keeps them within the lighted littoral zone.

B. Experiments concerning the settling down of planulae.

The first series of experiments served to ascertain whether a greater number of planulae settles on shells inhabited by *Eupagurus* than on empty ones (conditions being the same in every other respect).

Some young *Eupagurus* in clean shells (mostly *Littorina* or *Natica*) and an equal number of empty shells (if possible of the same kind) were put into a dish with mobile planulae and kept over night under the feeble jet of seawater. Next morning the number of planulae settled on each shell was counted. It is true, that by moving into one of the empty shells the young hermits sometimes spoiled the experiments to some extent. But if this inconvenience should be eliminated by putting the young *Eupagurus* and the empty shells into separate dishes, the objection could be raised, that the conditions, e.g., the number of planulae, had not been the same in either dish. In any case the result in my opinion leaves no doubt as can be seen from the following synopsis.

no.	Objects	Planulae fixed on shells inhabited and empty		Remarks
1	Inhabited and empty <i>Purpura</i> , inhabited and empty <i>Natica</i> , 3 in- habited and 3 empty <i>Littorina</i>	4 0 6 3 2	↔ 5 0 1 0 0	One <i>Eupagurus</i> has been moving
2	Inhabited <i>Littorina</i> and empty <i>Natica</i>	25-30	10 and 8 still crawling	
3	3 inhabited <i>Littorina</i> and 3 empty <i>Natica</i>	12-14 15-16 20-22	4 1 1	Perhaps the smooth <i>Na- tica</i> is somewhat less favourable than the more rugose <i>Littorina</i>
4	4 empty and 1 inhab- ited <i>Natica</i> , 3 inhabited <i>Littorina</i>	30-40 30-40 30-40 2	5 6 1 ↔ 52	Probably one <i>Eupagurus</i> has been moving
5	2 inhabited and 1 emp- ty <i>Littorina</i> ; 1 inhab- ited and 2 empty <i>Na- tica</i>	countless countless 1	5 2 ↔ countless	Three shells were pink with planulae One <i>Eupagurus</i> moved?
6	3 inhabited and 2 emp- ty <i>Littorina</i> ; 2 empty <i>Natica</i>	countless countless countless	15 10 42 countless	One <i>Eupagurus</i> moved?
7	Inhabited and empty <i>Buccinum</i>	16-18	0	
8	4 inhabited and 3 emp- ty <i>Littorina</i>	17-18 39-40 30-31 13-14	↔ 56-57 22-23 22-23	<i>Eupagurus</i> been moving?
9	Inhabited and empty <i>Buccinum</i>	countless	25	

↔ means that *Eupagurus* has moved.

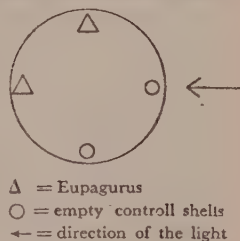
It is evident that generally a greater number of planulae settles on shells inhabited by *Eupagurus* than on empty ones. So a second series of experiments was carried out in order to settle the question, whether this is due to the moving about of the hermit-crabs or to their presence as such. In the first case a higher number of planulae fixed on inhabited shells, could be explained simply by the much greater chance of a planula

meeting with a shell when the latter is moved about. On the other hand, if the presence of *Eupagurus* alone proved to be the cause of the difference in numbers of settling planulae, this would be a strong indication that the planulae are attracted either by a chemical stimulus or by the water-currents caused by the breathing of *Eupagurus*.

When it proved impossible to fix the shells of young hermit-crabs to stones by means of sealing-wax and ceresinum, the animals were "chained" to the glass dish by means of a double or quadruple horsehair, passed through two holes drilled in the shell and fastened to the brim of the basin by means of a clothes-peg. The horsehair was just long enough to allow of the hermit's sitting in a normal attitude against the brim of the dish. Of course the possibility of a little movement remained, but the hermit could not do more than one or two paces in either direction. If the moving about of the hermit is essential, the difference in numbers of planulae settling on their shells and on the empty controls ought to have considerably diminished. In each dish two young hermits were "chained" to the brim with a quarter of the circumference between them and the two controlshells were placed opposite to them. The dish was orientated so, that its division into quadrants (by the four shells) was symmetrical with respect to the direction of the light falling through a window.

Here, again the young hermits sometimes proved themselves up to the situation: they often cut the horsehair with their pincers (before I took the precaution to double or quadruple it) or they left their houses and walked over to the empty controls (which accordingly they must have recognised from a distance). Though a number of experiments were rendered valueless in this way, I think the remainder is sufficient to permit the drawing of a conclusion with at least a passable amount of probability. A synopsis of them is given on the next page.

Diagram of the arrangement for experiments with fastened *Eupagurus*.



no.	Planulae fixed on shells			Remarks
	inhabited	empty	never inhabited by <i>Eupagurus</i>	
1	15 or 16 4 ← →	42-47 15		One <i>Eupagurus</i> has moved into a control-shell and collected 15 planulae. The great number on the other control is perhaps due to the light.
2	23 9	27 6		One <i>Eupagurus</i> has cut itself loose and collected 23 planulae. The control with 27 was a <i>Buccinum</i> larger than the other shells.
3	11 3	10-11 3	16 4	
4	1 2 ← →	3 10 18-20 18-20		<i>Eupagurus</i> has moved from the house with 2 planulae into the one with 10.
5	0 0	7 13-14	2 3	The <i>Littorina</i> with 13 planulae was at the righthand side of the dish: not nearest to the light.
6	2-3 9-10	7-8 8	5 4	<i>Eupagurus</i> has moved from the shell with 2 planulae into the one with 5.
7	0 0	13 8	2 3 on exuvium	
8	0 0	27-28 8-10	0	The shell with 27 planulae was nearest to the light. <i>Eupagurus</i> has moulted, but returned to its own house in both of these exp. <i>Eupagurus</i> with 60 planulae was at the righthand side.
9	33-35 60-70	13-14 21-22	3-4 on stone	
10	1 12-13	10-11 6-7	4 8	

The number of planulae on the shells is so varying, that they seem to have distributed themselves at random, and it is evident that the inhabited shells are by no means always the more favoured. In experiment 3 there is one with a higher and one

with a lower number of planulae among both the inhabited and the empty shells and in experiment 6 the number on all shells are not very different. Probably the light has had some directing influence and as a consequence of the uneven distribution of the planulae on the bottom of the dish, each of the shells may have been reached by a different number of planulae.

In the fourth column of the synopsis are recorded the numbers of planulae fixed on *Littorina*-shells that have never been inhabited by *Eupagurus* and (in experiment 10) on stones. These controls were added because an eventual chemotactical influence might show itself by higher numbers of planulae fixed on shells that had been inhabited by *Eupagurus* than on shells, where only *Littorina* itself had dwelt in. Though the numbers are generally somewhat lower I do not think them conclusive of a chemical stimulus. In experiment 3 the highest number of planulae was fixed on a shell never before inhabited by *Eupagurus*. Moreover in two cases, in which *Eupagurus* moulted, respectively 0 and only 3 or 4 planulae had settled on the exuvia, which certainly is not indicative of a chemotactical influence.

The third series of experiments was the counterpart of the former, in which the inhabited shells were "chained" to the brim of the dish. Now the empty controls were made mobile by tying them with a double horsehair to the shells of the young hermit-crabs. (Of course small holes had been drilled into both shells). So practically every movement of the hermit's shell was imitated by the empty shell it had "in tow" and if the number of larvae settling on a shell is entirely (or chiefly) dependent on the chances of a planula meeting with a shell, the numbers ought to be about equal or at least less different than in the first series of experiments. As immobile controls were added the same number of empty shells that had formerly been inhabited by *Eupagurus* and such as had only belonged to *Littorina*. These controls were filled with ceresinum to prevent the hermits from moving into them. With the "towed" shells this precaution was not taken, because I feared that they would become too heavy. They were chosen so as to be smaller or considerably larger than the shell of the "towing" hermit-crab.

A synopsis of these experiments follows on the next page.

no.	Numbers of planulae fixed on shells:				Remarks
	inhabited	"towed"	formerly inhabited by		
			<i>Eupagurus</i>	<i>Littorina</i>	
1	4 0	1-2 7			One <i>Eupagurus</i> has cut the horsehair, yet the abandoned shell has 7 planulae. Numbers too small.
2	2 1	1 7	3 3	1 0	One <i>Eupagurus</i> has moved.
3	0 0	1 0	0 0	0 0	Numbers too small.
4	9-10 13-14	3 9	0 0	1 1	
5	13 27	30 23	2 9-10	5 2	One <i>Eupagurus</i> has been eaten; on its house are 13 planulae.
6	66-68 47-48 55	62 58-59 26-28	7 7-8	3 0	
7	0 12 12	12-13 14-15 7	3 2 2		<i>Eupagurus</i> has moved from the shell with 12 planulae in the one with 2.
8	2 7 1	3 11 6	0 0 0		
9	16 11 29-30	8 26 39-40	17 0 5 6		
10	47 24 26 27-28	95-97 36 48-49 26	17-18 35 35 12-13		

Perhaps the number of experiments is too small and the number of fixed planulae too low for any inference to be made with absolute certainty. Yet in four experiments (no. 5, 6, 9, and 10) the result leaves no doubt that the "towed" shell generally collects about the same number of planulae (and sometimes more!) as the inhabited one. And in three experiments (no. 4, 7, and 8) the numbers are equal enough but somewhat too low to be quite satisfactory. In any case they are higher than the

numbers on the immobile controls in the same experiments. The difference in numbers of planulae fixed on the mobile shells and on the immobile controls is striking in all of these seven experiments. Only two immobile shells in experiment 10 (with 35) and one in experiment 9 (with 17 planulae) have collected an exceptionally high number of planulae, which must probably be attributed to the influence of the light or to some other unknown factor.

From the result of the last two series of experiments it can be inferred with great probability, that the planulae of *Hydractinia echinata* (Flem.) do not actively search for their optimal substrate but arrive there purely by chance when they happen to meet with a hermit-crab. Moreover there is another observation made during these experiments, which fits in with this conclusion. In each experiment a great number of planulae finished with fixing themselves on the bottom of the dish when their mobile phase was at an end. Now in such confined surroundings every single planula ought to have located the shell of a *Eupagurus* if there had been a directing chemo- or rheotactical influence originating from the hermit-crabs.

Incidentally these experiments offered an opportunity to observe, whether the planulae when fixing themselves show any preference for special parts of the shell. The most striking feature seems their gregariousness: whenever a considerable number of planulae has settled on a shell, they are always packed closely together in dense groups in which the individual polyps are hardly discernible. If there is any preference for special places on the shell, it is not very marked. When the shell has a smooth surface, like *Natica*, nearly all planulae gather in the suture, often near the top. On *Littorina*, and especially on *Buccinum*, they are more evenly distributed because the surface of these shells is more or less sculptured. Any unevenness like lines of growth, siphonal canal, umbilicus, cracks, the edge of holes of boring Polychaeta, the circumference of an eventual *Balanus*, etc., are generally used as a "foothold". Also there is often a series of planulae fixed more or less closely along the outerlip and almost invariably one or two or a small group of planulae have settled in the corner of the mouth opposite to the siphonal canal. Another favourite site is the columellar mouthedge right under the mouth and legs of *Eupagurus*. According to AURIVILLIUS (1891) the young colony invariably begins its development at this place

of the shell, but this does not tally with my facts, unless it must be assumed that as a rule most of the young polyps fixed at other points of the shell are rubbed off or perish, while only those right under the protecting hermit-crab have a chance of further development.

Though no special observations were made on this point, I got the impression that the planulae, once they have reached the shell of a *Eupagurus*, settle down for good in a shorter time than they do on an empty shell, where they keep crawling about somewhat longer. This must be due to the movements of the hermit.

THE SPIRALZOIDS.

A special feature of *Hydractinia*-colonies growing on houses of *Eupagurus* is the fringe of spiralzoids along the lip of the shell. By their structure and functioning they are obviously "organs of defence or offence" as their original describer STRETHILL WRIGHT (1857) called them. The only one to take a different view, was AGASSIZ (1862), who simply identifies the spiralzoids with sterile blastostyles and denies their being a special kind of individuals. Because of their special situation the spiralzoids were often considered an adaptation of *Hydractinia* for the benefit of the hermit-crab: they guard the entrance of the house and prevent small animals from entering. So they constitute a strong argument in favour of the view that the relations between *Hydractinia* and *Eupagurus* are truly symbiotic.

Especially AURIVILLIUS (1891) enlarges upon this point (as will be seen later) and similar views have been repeated more recently, a.o. by BALSS (1924), who classifies the association of *Eupagurus* and *Hydractinia* under true symbiosis.

HINCKS (1868) does not call the relations between the two organisms symbiotic ("there can be no doubt that its alliance with the crustacean, though not essential to its well-being, is at least the source of material advantage to it") but he is explicit on the function of the spiralzoids as defensive polyps and especially on the close coördination of their movements. He also remarks that the fringe of spiralzoids is often absent and occurs in mature colonies only.

More recent authors, especially BROCH (1928), generally call the spiralzoids organs of defence ("Wehrpolypen"), but do not commit themselves to any view on their significance for *Eupagurus*.

It is remarkable, that the tentaculozoids, described by STRETHILL WRIGHT (1857) and observed by HINCKS (1868 and 1877), AURIVILLIUS (1891) and COLLCUTT (1898) are never mentioned neither by BROCH (1916, 1928) nor by NUTTING (1901), who like ALLMAN probably regard them as identical with the spiralzoids.

MARGARET COLLCUTT (1898) remarks that they "are principally situated towards the outskirts of the colonies", and believes that they are a special kind of polyps different from the spiralzoids.

So the views expressed of late in literature on the nature of the spiralzoids are not very definite and rather guarded especially concerning their relation to *Eupagurus*.

In order to get an insight into this matter I examined at least eighty shells with living colonies of *Hydractinia echinata* (Flem.) and paid special attention to the borders of the colonies. It is true, that both edges of the mouth – over and under the hermit-crab – are the only places, where the spiralzoids occur almost without exception, but the development of the fringe is very variable. Sometimes there are hardly any spiralzoids, especially on the outer lip. In other cases they stand in a single row and are too short to coil up. Then the fringe thickens to two or three rows but still the spiralzoids are rather short. When maximally developed there are about two or three rows of long spiralzoids. Sometimes the spiralzoids are long but stand in a single row: the fringe seems past its prime. The best developed fringes were always found on mature reproducing colonies, but this may not be reversed into: every mature colony has a well developed fringe of spiralzoids. In one case there was a row of tentaculozoids instead of spiralzoids along the outer lip of the shell. Probably the growing border of the colony had just reached the edge of the shell, for inspection of the margins of many colonies leads to the conclusion, that tentaculozoids generally stand along the young growing borders of the colonies. As in these mature colonies, which entirely cover the shells, the relations between *Hydractinia* and *Eupagurus* must be the same in all these cases, this divergence in the development of the fringe of spiralzoids suggests that they are not a special adaptation for the benefit of the hermit-crab. More probably a special internal condition of the colony – possibly in connection with reproduction – is the cause of their formation.

Moreover there is another fact, which points to this same conclusion. Often the colony does not stop growing at the edge of the mouth but continues its growth on the inside of the lip. In these cases the row of spiralzoids follows the edge of the colony where it curves inwards and part of the mouth-edge is devoid of them. In one shell a separate little colony had developed on the inside of the lip and along its borders there were spiralzoids. At last I found a shell bearing two colonies, and along the line of demarcation, which was at nearly right angles to the mouth-edges, one of them – a ripe male colony – had developed typical spiralzoids over some distance (about 3 cm) across the last whorl, both on the upper- and the underside (as *Eupagurus* wears the shell). Though connected with the fringe along the mouth-edge, this row deviated entirely from the lip. In all these cases the border of the colony and not the lip of the shell was essential for the distribution of the spiralzoids.

When the spiralzoids are short they bear a strong resemblance to sterile blastostyles: the "heads" with their knob-like rudimentary tentacles are just the same and the spiralzoids are only longer and more muscular. When examining the edges of the bare patch on the underside of the shell, where *Hydractinia* is worn away because the shell is dragged over the bottom, one always finds there short sterile blastostyles. But often they are somewhat longer, even so that in some cases one is tempted to call them short spiralzoids. In two or three cases there was hardly any difference and in three or four other cases a few regular spiralzoids were found near the edge of the bare patch. So there seems to exist a very gradual transition from blastostyles to spiralzoids and AURIVILLIUS (1891) is undoubtedly right, when he says: "bei Berücksichtigung der verschiedenen hier angezeigten Merkmale der Spiralpolypen bei *Hydractinia echinata* kann ich schliesslich nicht umhin sie als den Geschlechtspolypen (= Blastostyles) am nächsten verwandte Bildungen an zu sehen".

As already stated I looked for spiralzoids along the margins of the colonies. Except in the few cases mentioned above they were never found there, and it is noteworthy that they never occurred in colonies grown on other substrates than the shell of *Eupagurus*. Among my material were twenty-five specimens of *Hyas araneus* (L.) partly covered with *Hydractinia* but on none of them a single spiralzoid could be discovered. But very often

the edges of the colonies were marked by tentaculozoids, which are much longer and somewhat thinner, tapering to a fine point and devoid of rudimentary tentacles. They are less muscular and seem almost entirely passive. I found them:

1. often round the bare patch on the underside of the shell, when the edge seemed well alive and growing.

2. in several cases along the line of demarcation between two colonies, which had developed side by side on the same shell.

3. round the upper-edge of an overgrown *Balanus*.

4. along a line at the hind side of the spire and ending in a tuft on the top of the shell. Probably this was the line, where the margins of the colony growing round the shell had met each other.

5. along the edge of colonies growing on *Hyas araneus* (L.), especially round the eye-sockets, on the articulations of the legs and on the joint between carapax and abdomen.

I got a distinct impression, that the tentaculozoids are best developed along the young growing borders of the colony. Gradually as the colony spreads, they disappear from the older parts but they seem to persist along free edges, e.g., articulations of legs and the like. When the growing border of the colony reaches the edge of the substrate, e.g., the lip of the hermit's shell, its progress is stopped or at least very much slackened and the margin of the colony remains in the same place for a much longer time. Meanwhile the development of blastostyles and sporosacs proceeds from older to younger parts of the colony and in due course must also reach the almost stationary border. Possibly under these conditions the outermost blastostyles take the place of the tentaculozoids, remain sterile and develop into spiralzoids. The correlation of reproduction and the formation of spiralzoids would have found a natural explanation. According to this view the principal condition for the development of a fringe of spiralzoids would be an obstacle, which keeps the growing border almost stationary, and the fact that no spiralzoids occur in colonies growing on *Hyas* and other substrates is readily explained by the circumstance, that in these cases the growing border is not checked by any such impediments. Of course all this is pure hypothesis, but perhaps it is plausible enough to be worth considering, and the fact that STRETHILL WRIGHT found spiralzoids round hollows in the shell, can be adduced in its favour.

To test this hypothesis experimentally I made square holes of about one cm diameter in the youngest whorl of two *Buccinum*-shells densely grown with mature *Hydractinia* and inhabited by *Eupagurus* (23 Aug. 1933). They were then kept for several weeks in one of the large basins of the Zoölogical Station's aquarium. If spiralzoids developed along the free edges of these gaps, this would be a strong argument in favour of the above hypothesis. The result, however, was not satisfactory. One of the hermits died in less than four weeks and of course on the untenanted house *Hydractinia* did not thrive: there was hardly any trace of regeneration visible at the edges of the hole. The second shell was examined twelve weeks (17 Nov.) after the operation. Though the colony was in good health there were only gastrozoids and no spiralzoids round the hole. Of course no conclusion can be drawn from so small a number of experiments. Moreover in a narrow regenerating margin, quite surrounded by mature parts of the colony, conditions may be different from those in the free growing border.

In order to observe the conditions of the spiralzoids' functioning, I stimulated them in several ways.

1. the spiralzoids themselves, or the border of the colony near them, were touched or even pricked with a needle; the spiralzoids did not lash out but only contracted in some cases.
2. a small piece of the skin of a fish was applied to the spiralzoids. Again the result was negative: no uncoiling.
3. minute crabs (1 or $1\frac{1}{2}$ cm in diameter) were forced to walk along the mouth-edge of the shell, tied to a horsehair or conducted by light touches of forceps or needle. Though this was repeated with different colonies of *Hydractinia* and different crabs, the spiralzoids hardly ever responded with lashing out simultaneously. A few of them contracted and sometimes one or two would uncoil more or less accidentally, but as a rule they did not react. In one colony the spiralzoids reacted properly three or four times, but the movement did not follow instantly every time when the crab touched the edge of the mouth. It may have been caused by my inadvertently moving the shell.
4. when an *Idothea* walked over the shell with *Hydractinia*, the gastrozoids contracted but the spiralzoids did not move.
5. a small *Ophiothrix* was held near the fringe of spiralzoids so that one arm travelled searchingly along the mouth-edge of

the shell. Every time it touched *Hydractinia* the arm recoiled instantly: it seems sensitive to the nematocysts. The spiralzoids did not show any reaction.

6. the same applies to *Asterias*: it avoids the touch of *Hydractinia* and the oral side with the tube-feet seems more sensitive than the aboral side. The spiralzoids never lashed out.

In fact the only stimulus, to which the spiralzoids almost invariably react with lashing out simultaneously, is a movement of the shell (e.g., a rotation round its axis) or the sudden retreat of *Eupagurus* into its house. Perhaps other movements of the hermit-crab can act as adequate stimuli, but I did not record anything of the kind. It is difficult to observe the spiralzoids, when *Eupagurus* is in its normal walking-position: one has to turn the shell with its mouth upwards to see the fringe properly.

These facts do not seem consistent with the view that the spiralzoids are special organs for the defence of the entrance of the shell. Especially one misses the coördination, which HINCKS (1868) emphasizes, when he says: "it has been noticed (STRETHILL WRIGHT) that if any part of the common base be irritated, the spiral appendages uncoil simultaneously and lash themselves violently backwards and forwards and then quickly roll themselves up again. I have seen a whole company discharge themselves with remarkable energy and with the precision of a regiment on drill". Indeed this reaction occurs, but only when the whole shell is moved and not instantly after every tactile stimulus.

Neither can AURIVILLIUS' description (1891) be based on actual observations. According to him the spiralzoids lash out as soon as the colony is touched and so they betray to *Eupagurus* the presence of an intruder long before the hermit could become aware of it. He even describes tactile hairs on the back of the crab as special receptors to be stimulated by the uncoiling spiralzoids.

My observations do not point to such close relations.

They rather lead to the following conclusions: though their structure and functioning obviously denotes the spiralzoids as organs of defence, it is not evident that they are a special adaptation of *Hydractinia* for the benefit of *Eupagurus*: their formation is probably conditioned by internal factors rather than by the association of *Hydractinia* with the hermit-crab.

CONCLUSION.

In the foregoing chapters the following facts have been demonstrated:

1. *Eupagurus bernhardus* (L.) has no marked preference for shells covered with *Hydractinia echinata* (Flem.): psychologically the Hydroid has not the same biological significance for it as symbiotic anemones have for their bearers.

2. though *Hydractinia echinata* takes a (varying) share in the meals of *Eupagurus bernhardus*, this probably cannot be considered to constitute the regular supply of its daily nourishment. *Hydractinia* is mainly an eater of living plankton.

3. the planulae of *Hydractinia echinata* do not actively search for shells carried by hermit-crabs: they reach this optimal substrate purely by chance when a *Eupagurus* happens to cross their way during their mobile phase.

4. though the spirals are found only on *Hydractinia*-colonies fixed on houses of *Eupagurus*, they are not strictly confined to the borders of the aperture of the shell. This, and the fact that they are found only on wholly mature colonies, suggests that their formation depends on internal conditions of the colony rather than on the association of the Hydroid with a hermit-crab. The spirals are organs of defence, but not specially for the benefit of *Eupagurus*.

These four groups of facts all point to the conclusion that the association of *Hydractinia echinata* and *Eupagurus bernhardus* cannot be qualified as true symbiosis: the Hydroid is merely an epizoön, which shares to some extent in the food of the Crustacean, but is not dependent on it.

Considering in this connection the geographical distribution of both animals, (which ought to coincide when their relations are really symbiotic), it must be born in mind that by far the majority of data on the occurrence of *Hydractinia* concern colonies fixed on the houses of *Eupagurus*: these were most likely to be brought up in the nets and it was on these shells that *Hydractinia* was expected to be found and consequently was looked for. So it can hardly be said that the geographical distribution of *Hydractinia echinata* has been sufficiently investigated independently from that of *Eupagurus bernhardus*. Yet there is one point worth mentioning in this connection: *Hydractinia echinata* can live under

truly arctic conditions and *Eupagurus bernhardus* cannot. Accordingly *Hydractinia echinata* has been found on the North-coast of Iceland (on the operculum of *Balanus hameri* (Asc.), WINTHER, 1880, cited by SAEMUNDSSON, 1902 and BROCH, 1916), and on Jan Mayen (LORENZ, 1886, cited by JÄDERHOLM, 1909 and BROCH, 1916), where *Eupagurus bernhardus* does not occur (HANSEN, 1908). *Eupagurus bernhardus* has only been recorded from the West-coast and the western part of the South-coast of Iceland. Perhaps this is due to a branch of the Gulfstream, the Irminger stream, which passes along these shores, while the North- and East-coasts are washed by a branch of the colder Greenlandstream, the East-Icelandstream.

Probably the West-coast of Greenland affords a similar instance. *Hydractinia echinata* was recorded from Upernivik by LEVINSEN (1893) and by BROCH (1916), whereas *Eupagurus bernhardus* has never been found on Greenland (SELBIE, 1921) and though *Eupagurus pubescens* Kröyer occurs there, HANSEN (1908) does not mention its being associated with *Hydractinia* on this coast (SCHELLENBERG's statement (1928): "das von *Eupagurus bernhardus* über sein Zusammenleben mit *Hydractinia* Gesagte, trifft auch auf diese Art zu" seems to apply to more southern regions only). So probably Greenland belongs to those areas, where *Hydractinia* is more often found on the shells of living snails (BROCH, 1928). As a matter of fact LEVINSEN's specimen was fixed on a living *Buccinum hydrophanum* (Hanc.).

From these facts it is evident that *Hydractinia* ranges farther to the north quite independent from the hermit-crabs.

How closely the distribution of *Hydractinia echinata* was connected in the mind of investigators with the occurrence of *Eupagurus bernhardus*, may be illustrated by the following two quotations.

BROCH (1928 a), treating of the bathymetrical distribution of *Hydractinia*, writes: "die Art lebt an Schneckenhäusern, die von Einsiedlerkrebsen (besonders von *Eupagurus bernhardus* (L.)) bewohnt werden; sie ist deswegen in den Küstengewässern Europa's häufig von der Strandregion bis ziemlich tief hinuter" Ought not this to be reversed into: because *Hydractinia* occurs in part of the bathymetrical range of *Eupagurus* it has many opportunities of securing the favourable situation on the shells of the hermit-crabs, which consequently appear to be their usual substrate, especially on sandy coasts and the like, where other

suitable objects for the planulae to settle upon are scarce? Obviously the result is conform to BROCH's statement.

And ALLEN (1899), alluding to *Hydractinia* and two other Hydroids, states: "the distribution of such species depends upon that of suitable hosts and since the hosts are all wandering animals, the nature of the bottom deposits, when it is once sufficiently firm to support them, has little direct effect on their distribution". In the case of *Hydractinia* this can hardly be true, because the eggs sink to the bottom and the planulae remain there, crawling but never swimming freely in the water. The bottom-deposits must be a factor of some importance in the development and consequently in the distribution of *Hydractinia*, for though *Eupagurus* can carry the adult colonies safely over every kind of ground, the Hydroid will not be able to propagate in areas, where the bottom-deposits are unsuitable, e.g., too soft or too badly aërated for the eggs and planulae. *Hydractinia* must invade these regions again and again by means of the hermit-crab.

As a matter of fact from ALLEN's own careful study on the fauha and bottom-deposits near Eddystone (1899) it can be seen that the quality of the bottom is no indifferent factor in the distribution of both *Eupagurus* and *Hydractinia*. The synopsis (of which the part that concerns our objects has been copied on the next page shows that *Eupagurus* is "common" or "present in moderate numbers" only on "fine sand grounds" (grounds I-VIII), whereas on the "coarser grounds" (gravel and shell), which incidentally often contain more mud, only "few" or "no" hermits were found. The only exceptions are ground VIII, a fine sand ground (though containing about 12 % gravel and coarse sand) where *Eupagurus* and *Hydractinia* are both absent, and ground IX, a coarse gravel ground (but with only 1,2 % mud), where *Eupagurus* was "plentiful and associated with *Hydractinia*".

Possibly (among other factors) the amount and the nature of the silt contained in the bottom-deposit determine its suitability as a habitat for *Eupagurus* and *Hydractinia*, for both are notably clean animals. BROCK (1926) remarks on the cleanliness of *Pagurus arrosor* Herbst, which immediately rubs its legs and antennae as soon as some siltparticle adheres to them. *Eupagurus bernhardus* (L.) has the same habit. And BROCH (1928) states: "die Hydroiden müssen als durchaus reinliche Tiere bezeichnet

werden, die durchwegs sauberes Wasser und meist stromreiche Stellen bevorzugen. Schon hieraus erhellt in Bezug auf die Fazies der Hydroiden, dass die weitaus überwiegende Zahl der Arten auf "hartem" Boden angetroffen wird". This applies as well to *Hydractinia* in particular.

Though the data on *Hydractinia* in ALLEN's paper only concern specimens fixed on shells of *Eupagurus* and therefore cannot give complete information on the influence of the bottom on the distribution of this Hydroid, these data clearly show that the occurrence of *Hydractinia* does not run parallel with that of *Eupagurus*. There are several grounds where *Eupagurus* was present (though in some cases scarce) and *Hydractinia* absent, and others where *Eupagurus* was "common" or "present in moderate numbers" and *Hydractinia* scarce or only present in one or two of the hauls. So in the area covered by ALLEN's investigations *Hydractinia* seems to have a more restricted range than *Eupagurus* and, judging from faunistic literature, this applies to other regions as well.

When compiling from faunistic literature data concerning the nature of the seabottom at places from which *Hydractinia* has been recorded, the result is a variety of facts, from which a general rule can hardly be deduced (so probably several other factors play a part). Perhaps this much can be presumed:

1. at many of these localities *Hydractinia* was comparatively scarce, so perhaps it was carried thither by *Eupagurus* but cannot propagate there.

2. at several places, where *Hydractinia* has been found in greater numbers, the seabottom proved to be rocky or consisted of clean firm material, often for the greater part of sand

From ALLEN's synopsis:																		
fine sand grounds						coarse gravels mixed with sand and mud			fine gravel		clean shell gr.	stony						
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
Grounds:	.	M	M	P	P	P	F	-	P	Po	F	F	-	F	-	-	F	F
Eupagurus:	F	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hydractinia:	Po	-	P	-	-	-	-	Po	-	-	-	-

M = many; P = present in moderate numbers; F = few; Po, Po = resp. present and few in some of the hauls, absent in others.

(AGASSIZ, 1862; DU PLESSIS, 1888: Villefranche; HARTLAUB, 1896: Helgoland; BILLARD, 1904: St. Vaast la Hogue: abondante – lieu de récolte: banc de sable; BROCH, 1905 and 1911: coast of Norway, Laminaria-region at Drøebæk). These may be localities, where the bottom is suitable for the eggs to develop upon. Of course these points must be more closely studied before anything can be inferred with certainty. Especially comparative data on the abundance of *Hydractinia* and *Eupagurus* at the same locality and records of *Hydractinia* on other substrates than the shells of hermit-crabs would be useful. Probably the result will be this: *Hydractinia* has more special requirements and therefore a more restricted range than *Eupagurus*. As far as their distributions on different bottom-deposits coincide, *Hydractinia* will often fix itself on shells inhabited by hermit-crabs. Subsequently *Hydractinia*'s range can be materially extended by means of *Eupagurus*. On coasts, where the houses of hermit-crabs provide (practically) the only opportunity for the planulae to settle down, the Hydroid will be found (almost) exclusively on this peculiar substrate. On rocky coasts, however, and at places, where piles and moles and the like procure firm substrates for *Hydractinia* to fix itself upon, its independence from *Eupagurus* becomes apparent.

LITERATURE.

- AGASSIZ, L., 1862. Contributions to the natural history of the United States, vol. 3 and 4.
- ALLEN, E. J., 1899. On the fauna and bottom-deposits near the 30-fathom-line from the Eddystone to Start Point. Journ. Mar. Biol. Assoc., N. S., vol. 5.
- ALLMAN, G. J., 1871. A Monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids.
- AURIVILLIUS, C. W. S., 1891. Über Symbiose als Grund accessorischer Gebilde bei marinen Gasteropodengehäuse. Svenska Akad. vetensk. Handl., vol. 24.
- BALSS, H., 1924. Über Anpassungen und Symbiose der Paguriden. Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere, Bd. 1.
- BÉDOT, M., 1911. Notes sur les Hydroides de Roscoff. Arch. Zoöl. exp. gén., T. 6.
- BILLARD, A., 1904. Contribution à l'étude des Hydroides. Ann. Sc. Nat., Zoöl., T. 20.
- BOUVIER, E. L., 1892. Observations sur les mœurs des Pagures, faites au laboratoire maritime de St. Vaast la Hogue pendant le mois d'août 1891. Bull. Soc. philomatique Paris, S. 8. vol. 34.
- BROCH, H., 1905. Nordsee Hydroiden. Bergens Museum Aarbog.

- BROCH, 1911. Fauna Droebachiensis. I. Hydroidea. Nyt Mag. Naturvidensk., Bd. 19.
- , 1916. Hydroidea I. Danish Ingolf Expedition, vol. 5.
- , 1928. Hydrozoa I. Tierwelt Nord- und Ostsee, Lf. 13.
- , 1928a. Hydrozoa. Tierwelt Deutschlands, T. 4.
- BROCK, F., 1926. Das Verhalten des Einsiedlerkrebse Pagurus arrosor Herbst während der Suche und Aufnahme der Nahrung. Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere, Bd. 6.
- , 1927. Das Verhalten des Einsiedlerkrebse Pagurus arrosor Herbst während des Aufsuchens, Ablösens und Aufpflanzens seiner See-rose Sagartia parasitica Gosse. Arch. Entw. Mech. d. Org., Bd. 112 (Festschr. Driesch).
- BRUNELLI, G., 1910. Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei Paguridi e delle Attinie. Rendiconti d. Reale Accad. d. Lincei, Cl. d. Sc. fis. math. et nat., vol. 19.
- BUNTING, M., 1894. The origin of the sex-cells in Hydractinia echinata and Podocoryne and the development of Hydractinia. Journ. Morph., vol. 9.
- COLLICUTT, M. C., 1898. On the structure of Hydractinia echinata. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 40.
- CRAWSHAY, L. R., 1912. On the fauna of the outer Western area of the English Channel. Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. 9.
- DRZEWINA, A., 1910. Contribution à la biologie des Pagures misanthropes. Arch. Zoöl. exp. gén., S. 5, T. 5.
- DUERDEN, J. E., 1897. The Hydroids of the Irish Coast. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S., vol. 8.
- DUFRETIN et REY, 1926. Observation d'Hydractinia echinata (Flem.) fixé sur des roches. Bull. Soc. Zoöl. de France, T. 51.
- FAUROT, L., 1910. Etude sur les associations entre les Pagures et les Actinies. Arch. Zoöl. exp. gén., S. 5, T. 5.
- GOLDSMITH, M., 1918. Les perceptions sensorielles chez les Pagures (Eupagurus bernhardus). C. R. Acad. Sc. Paris, vol. 166.
- HANSEN, H. J., 1908. Crustacea Malacostraca I. Danish Ingolf Expedition, vol. 3.
- HARGITT, C. W., 1908. Notes on a few Coelenterates of Woods Holl. Biol. Bull., vol. 14.
- , 1911. Some problems of Coelenterate ontogeny. Journ. Morph., vol. 22.
- HARTLAUB, C., 1896. Die Coelenteraten Helgolands. Wissensch. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F., Bd. 1.
- , 1900. Beiträge zur Fauna der süd-östlichen und östlichen Nordsee, T. 3. Wissensch. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F., Bd. 3.
- HERTZ, M., 1933. Über das Verhalten des Einsiedlerkrebse Clibanarius misanthropus gegenüber verschiedenen Gehäuseformen. Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 18.
- HINCKS, T., 1868. A History of the British Hydroid Zoöphytes.
- , 1877. Contributions to the history of the Hydroidea. Ann. Mag. Nat. Hist., S. 4, vol. 19.
- JACKSON, H. G., 1913. Eupagurus. Liverpool Mar. Biol. Comm. Memoirs XXI.

- JÄDERHOLM, E., 1909. Hydroiden. Northern and arctic Invertebrates of the Swedish State Museum. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 45.
- KOLLER, G., 1929. Versuche über den Farbensinn der Eupaguriden. Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 8.
- KRAMP, P. L., 1933. Occasional notes on Coelenterata II. Vidensk. Medd. Dansk naturhist. For., Bd. 94.
- LEVINSEN, G. M. R., 1893. Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Grönlands Vestkyst. Vidensk. Medd. fra Dansk naturhist. For. Kjöbenhavn.
- NUTTING, C. C., 1901. The Hydroids of the Woods Hole Region. U. S. Fish Comm. for 1899.
- ORTON, J. H., 1927. On the mode of feeding of the hermit-crab, *Eupagurus bernhardus* and some other Decapoda. Journ. Mar. Biol. Ass., N. S., vol. 14.
- PLESSIS, G. DU, 1888. Faune des Hydraires littoraux gymnoblastes observés à Villefranche sur mer. Rec. Zoöl. Suisse, T. 4.
- SCHELLENBERG, A., 1928. Krebstiere oder Crustacea. II. Decapoda. Die Tierwelt Deutschlands, T. 10.
- SCHULTZE, F. E., 1875. Coelenterata. Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt von 21. Juli bis 9. September 1872. Jahresber. Comm. wissenschaft. Unters. deutsch. Meere Kiel, 1872-1873.
- SAEMUNDSSON, B., 1902. Bidrag till Kundskaen om de islandske Hydroider. Vidensk. Meddel. Naturhist. For. Kjöbenhavn.
- SEGERSTEDT, M., 1889. Bidrag till Kannedomen om Hydroid-faunan vid Sveriges Vestkyst. Bihang till Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 14, Afd. 4.
- SELBIE, C. M., 1921. The Decapoda Reptantia of the coasts of Ireland. Pt. II. Paguridea. Fisheries, Ireland, Sci. Invest., 1921 I.
- THOMPSON, M. T., 1904. The metamorphosis of the hermit-crab. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 31.
- WRIGHT, T. STRETHILL, 1858. Observations on british Zoöphytes. Edinburgh New Phil. Journ., N. S., vol. 7a and: Proc. Roy. Phys. Soc., Edinburgh, vol. 1.

ACARTIA (ACANTHACARTIA) TONSA DANA EIN NEUER COPEPODE DES NIEDERLÄNDISCHEN BRACKWASSERS

VON

H. C. REDEKE

In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat KLIE (1933) den Fund eines ihm bis dahin unbekannten Copepoden aus dem von Bremen bis Bremerhaven reichenden Abschnitt der Weser erwähnt, bei dem es sich alsbald herausstellte, dass es sich um die seinerzeit von JAMES D. DANA beschriebene, bei Port Jackson (Neusüdwaies) gesammelte Art *Acartia tonsa* handelte¹⁾. Das Tier wurde von REMY (1927) zum ersten Mal in Europa gefunden, und zwar in dem von Caen ins Meer führenden Kanal und KLIE selbst entdeckte es zufälliger Weise in einer ihm zur Untersuchung überlassenen Probe aus dem Ringkjöbing Fjord, wo es, wie sich nachträglich herausstellte, schon in Fängen vom Juli 1921 enthalten war.

Die Ausführungen KLIE's haben mich veranlasst, das mir zur Verfügung stehende einheimische Acartien-Material aus früher und später Zeit einer erneuerten Untersuchung zu unterziehen, wobei sich herausgestellt hat, dass *A. tonsa* zum mindesten schon seit dem Jahre 1916 bei uns vorkommt und heutzutage

¹⁾ Die Tiere wurden von Professor STEUER, dem KLIE einige der Bremerhavener Exemplare zur Begutachtung vorlegte, als zu *A. tonsa* gehörig erkannt. KLIE selbst gibt keine Beschreibung; es genügte nach ihm, „unter Hinweis auf die ausführliche Darstellung und die vorzüglichen Abbildungen von REMY festzustellen, dass die in der Wesermündung gefundenen Exemplare genau mit denen aus dem Kanal von Caen übereinstimmen.“ (KLIE l.c., S. 275). Da nun auch die niederländischen Exemplare den französischen sehr ähnlich sind, habe ich kein Bedenken, bis auf weiteres auch jene als zu der Art *A. tonsa* gehörig zu betrachten. Die Möglichkeit scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen, dass es sich hier wie dort um eine andere, *A. tonsa* sehr nahe stehende Art, handelt. In einer späteren Arbeit hoffe ich hierüber ausführlicheres mitteilen zu können.

zu den häufigsten Copepoden des niederländischen mesohalinen Sommer- und Herbst-Planktons gehört.

Die erste, vorläufige, Diagnose von *A. tonsa* hat DANA in seinem „Conspectus Crustaceorum“, II (1849) veröffentlicht. Einige Jahre später erschien eine ausführlichere Beschreibung mit Figuren in seinem grundlegenden „Report on the Crustacea“ (1852). Da dieser Bericht jedoch, wie aus einer Bemerkung in CARUS' und ENGELMANN's „Bibliotheca Zoologica“ I, S. 176 hervorgeht, in nur hundert Exemplaren gedruckt wurde und somit sehr selten und schwer zugänglich ist, erscheint es mir wünschenswert hier den englischen Text von DANA's Beschreibung zu wiederholen.

„Front rounded, Cephalothorax obtuse behind, six-jointed, head separate, posterior segments three, and subequal. Anterior antennae many-jointed, straight, as long as the cephalothorax, the tips not in advance of the front, near the base bent at an angle, and from thence straight, apical joint minute; setae mostly short, apical and two or three others nearly as long as one fourth the antenna; posterior antennae slender, one branch three times the longer. Caudal stylets very short, but a little oblong.

Collected in Port Jackson, New South Wales, March 1840.

Length, one-eighteenth of an inch. Colourless. The front of the head is scarcely at all prominent between the anterior antennae. These antennae at the fourth joint bend directly out, and each falls slightly back of a common straight line. At the bend there is a longish seta, another on the fifth joint from the apex, one a little shorter on the anterior side of the second and a much shorter one on the posterior side of the same joint. The setae of the last and the penult joint are nearly equal, that of the posterior antepenult is of the same length or a little longer, but the anterior antepenult, and both on the joint next preceding, are quite short. The third joint from the apex is longer than the fourth or second. The caudal setae are not quite so long as the abdomen. The length of the abdomen little exceeds one-thirds the cephalothorax. The eyes are situated on a single quadrate spot of pigment, which is rather large.”¹⁾

¹⁾ In der Bibliothek des K. Zoologisch Genootschap „Natura Artis Magistra“ Amsterdam, befindet sich ein aus dem Nachlass von Dr. J. G.

GIESBRECHT hat *A. tonsa* später eingehender untersucht und in seiner grossen Monographie der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel (1892) ausführlich beschrieben und abgebildet ¹⁾. Kurze Diagnosen und zahlreiche Figuren finden sich ferner in der amerikanischen Literatur, sowie in STEUER'S „Bausteine“ (1923), während schliesslich die bereits erwähnte Arbeit REMY's ebenfalls mit vielen Abbildungen ausgestattet ist.

STEUER (1915) hat das damals 32 Species enthaltende Genus *Acartia* in acht Untergattungen aufgeteilt, die er *Acartiura*, *Acartiella*, *Euacartia*, *Hypoacartia*, *Paracartia*, *Acanthacartia*, *Odontacartia* und *Planktiacartia* nannte. Die beiden zuerst genannten bilden zusammen die Gruppe der *Acartiae arostratae*; ihnen fehlen die charakteristischen fadenförmigen Stirnanhängsel, wodurch die übrigen Untergattungen, die *Acartiae rostratae*, gekennzeichnet sind. Die beiden in den nordwesteuropäischen Meeren verbreiteten arostraten Arten *A. clausi* Giesbr. und *A. longiremis* (Lillj.) gehören zur Untergattung *Acartiura*, die Brackwasser-Arten *A. bifilosa* (Giesbr.) und *tonsa* Dana mit fünf anderen zur Untergattung *Acanthacartia*. Da der Besitz der bereits bei schwacher Vergrösserung manchmal gut sichtbaren Rostralfilamente von den meisten Planktologen als ausreichendes Merkmal betrachtet wurde, um *A. bifilosa* von den beiden anderen für uns in Betracht kommenden Arten zu unterscheiden, und man keine Ahnung davon hatte, dass es noch eine zweite rostrate Form in unseren Gewässern gab, ist es begreiflich, dass *A. tonsa* bislang übersehen wurde und dass alle Angaben über das Vorkommen von *A. bifilosa* in neuerer Zeit revisionsbedürftig sind.

In der nachstehenden Tabelle sind die wichtigsten unterscheidenden Merkmale beider Arten einander gegenübergestellt.

DE MAN stammendes Exemplar dieses „Reports“, das jedoch leider nicht vollständig ist. Unter Anderem fehlen die die Beschreibung von *A. tonsa* enthaltenden Seiten. Den hier abgedruckten Text verdanke ich der freundlichen Vermittlung des Herrn Direktors des „Science Museum“ in London.

¹⁾ In diese Monographie sind nämlich auch viele ausserhalb des Gebiets vorkommenden Arten aufgenommen.

	<i>A. tonsa</i>	<i>A. biflosa</i>
Cephalothorax	Über dreimal so lang wie das Abdomen.	Etwa dreimal so lang wie das Abdomen.
Abdomen ♀	Ziemlich gedrunken, die beiden vorderen Segmente mit einer Reihe feiner Stacheln am dorsalen Hinterrand, Analsegment beiderseits schwach behaart.	Ziemlich schlank, die beiden vorderen Segmente mit sehr feinen Härchen auf der Dorsalseite, ohne Stacheln am Hinterrand.
Furca	Glieder etwa so lang wie breit; die äussere Borste steht in der Mitte des Glieds (Fig. 1).	Glieder etwa zweimal so lang wie breit; die äussere Borste steht hinter der Mitte des Glieds (Fig. 2).
5. Fuss ♀	Distales Glied etwa so lang wie breit, mit einem dorsalen Höcker; Endklaue an der Wurzel mässig angeschwollen, etwa in der Mitte mit einigen kräftigen Zacken (Fig. 3).	Distales Glied gestreckt, länger als breit, ohne Höcker; Endklaue ziemlich gerade, mit deutlich angeschwollener Basis, etwa von der Mitte ab beiderseits mit feinen Stachelchen (Fig. 4).
5. Fuss ♂	Zweites Glied von Pd. schlank, mit einem, proximalen inneren Vorsprung mit Stachel (Fig. 5).	Zweites Glied von Pd. mit zwei inneren Vorsprüngen, wovon der proximale einen Stachel trägt (Fig. 6).

Hierzu ist zu bemerken:

In ihrem Habitus sind beide Arten einander sehr ähnlich; nur ist *biflosa*, die GIESBRECHT die „gedrunkenste von allen Acartien“ nennt, etwas weniger schlank als *tonsa*. Auch waren die von mir untersuchten einheimischen Exemplare von *biflosa* durchschnittlich kleiner als die *tonsa*-Individuen. Ein gutes, aber nur mit starker Vergrösserung wahrnehmbares Merkmal, bietet die Bestachelung des ♀ Abdomens. Der Unterschied in Form der Furca ist jedoch so auffallend, dass man auf Grund davon die beiden Arten schon mit schwachen Vergrösserungen auseinander halten kann. Das über die 5. Füsse mitgeteilte wird durch die Figuren 3-6 erläutert. Namentlich die Gestalt der ♀ Füsse ist sehr charakteristisch.

Acartia tonsa hat eine merkwürdige Verbreitung. Lange war sie nur aus Australien bekannt (DANA, l.c.). Viele Jahre später fand GIESBRECHT (1889) sie in Proben, die an der Westküste von

Fig. 1.

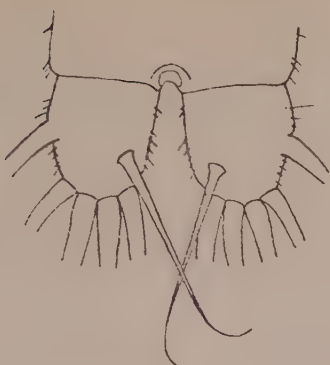


Fig. 2.

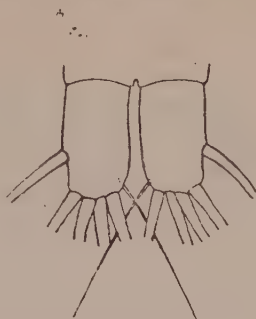


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



- Fig. 1. *A. tonsa*, furca ♀, dorsal. Querab von der Ven, 12-VI-'22. $\times 300$.
 Fig. 2. *A. biflosa*, furca ♀, ventral. Querab von der Ven, 12-VI-'22. $\times 300$.
 Fig. 3. *A. tonsa*, ped. 5. ♀, dorsal. Mündung des Spui, 29-IX-'26. $\times 300$.
 Fig. 4. *A. biflosa*, ped. 5. ♀, dorsal. Val van Urk, 23-VI-'16. $\times 300$.
 Fig. 5. *A. tonsa*, ped. 5. ♂, dorsal. Mündung des Spui, 29-IX-'26. $\times 300$.
 Fig. 6. *A. biflosa*, ped. 5. ♂, dorsal. Zwischen Urk und Lemmer, 20-VI-'05.
 $\times 300$.

Südamerika zwischen Valparaiso und Callao gesammelt waren. ESTERLY (1905, 1924) erwähnt sie von der Westküste Nordamerika's. An der nordamerikanischen Ostküste ist *A. tonsa* überaus häufig und verbreitet. WHEELER (1901) nennt sie den gemeinsten Copepoden auf der Werft der U.S. Fish Commission

in Woods Hole; er fand ihn ausserdem massenhaft im Plankton von Plymouth Harbor, Mass. und sporadisch im Atlantischen Ozean, 70 Meilen süd von Martha's Vineyard. SHARPE (1911) beobachtete die Art bei Jamaica Bay (N.Y.) und „abundantly in nearly all the tow examined in the Woods Hole region, even in the Eel Pond and the brackish waterponds of the vicinity“. „In fact“, fügt er hinzu, „nearly all the pelagic copepods of these ponds were this species“ (l.c., p. 414). Nach WILLIAMS (1906) findet man *A. tonsa* im Sommer massenhaft in dem brackischen Charlestown Pond (Rhode Island); sie ist dort zu jener Zeit der häufigste Copepode. Auch in Narragansett Bay (Rhode Island) wurde sie nachträglich von WILLIAMS (1907) entdeckt.

Weitere atlantische Fundstellen liegen vor der Mündung des Orinoco und bei den Falkland Inseln. Aus dem Gebiet des Indischen Ozeans wurde *A. tonsa* erwähnt vom Java Meer (CLEVE, 1901), dem Arabischen Meer bei der Mündung des Indus (CLEVE, 1903), sowie von den Maladiven (WOLFENDEN, 1905). Hier, wie immer in hochsalzigem Ozeanwasser, wurden jedoch nur vereinzelte Exemplare erbeutet.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, dass *Acartia tonsa* eine euryhaline Art ist, die jedoch in Brackwasser optimale Lebensbedingungen findet. Diese Auffassung wird bestätigt durch ihre Verbreitung in den niederländischen Gewässern, wo sie nur in der mesohalinen Zone der Zuiderzee, der Rhein-Maasmündungen und der brackischen Binnengewässer häufig ist ¹⁾.

Ich gebe nun zunächst ein Verzeichnis der von mir untersuchten Proben, das alle mir bis jetzt bekannt gewordenen einheimischen Fundorte von *A. bifilosa* und *A. tonsa* enthält ²⁾.

¹⁾ Nach KLIE (l.c. S. 274) soll *A. tonsa* auch in reinem Süßwasser leben können und schwächstes Brackwasser der den Ansprüchen des Tieres am besten entsprechende Lebensbezirk sein. Leider gibt er den Salzgehalt dieses „schwächsten“ Brackwassers nicht an. Es ist daher möglich, dass es sich wenigstens teilweise mit unserem Mesohalinikum deckt. In reinem Süßwasser kommen jedoch, bei uns wenigstens, überhaupt keine Acartien vor.

²⁾ Frau VAN OORDE-DE LINT und die Herren Professor Dr. DE BEAUFORT, Dr. HAVINGA, Dr. TESCH, Dr. OTTO und Dr. VERWEY haben mir in dankenswerter Weise Material aus niederländischen Gewässern zur Nachprüfung überlassen, während die Biologische Anstalt auf Helgoland und Prof. JESPERSEN (Kopenhagen) mir *Acartia*-Proben von der Ostsee und der Oster-Ems zum Vergleich sandten.

ACARTIA BIFILOSA⁺

1905.

Zuiderzee: Auf der Spaanderbank. 24-V. t.12.3, S. 14.3.
Zwischen Urk und Lemmer. 20-VI. t.19.0. S. 11.8.

1907.

Zuiderzee: Bei der Tonne von der Kreyt. 10-V. t.12.7, S.12.1.

1908.

Waddenzee: Bei der Tonne vom Burgzand. 26-V. t.12.7, S.29.8.
Zuiderzee: Vor Medemblik. 20-VII. t.17.4, S.20.4.

1910.

Zuiderzee: Bei der Tonne der Gammels. 9-VII. t.16.1, S.27.8.

1912.

Zuiderzee: Auf der Spaanderbank. 5-VI. t.13.6, S.18.1.

1916.

Zuiderzee: Val van Urk. 23-VI. t.14.6, S.10.0. +

1920.

Zuiderzee: Hoornsche Hop. 19-II. t.5.2, S.9.5. c
Querab Oosterleek. 19-II. t.5.2, S.9.8. c
Bei der Tonne vom Zand. 19-II. t.5.2, S.10.4. c
Val van Urk. 19-II. t.5.2, S.7.9. r
Nord von Schokland. 19-II. t.5.2, S.5.8. r
Vor der Mündung des Ketel. 20-II. t.5.8, S.3.4. rr
Bei der Signalboje von Elburg. 20-II. t.6.0, S.8.9. +
Vor der Mündung der Eem. 20-II. t.6.2, S.8.3. r
Bei Pampus. 20-II. t.6.2, S.7.9. +

1921.

Zuiderzee: Östlich von Enkhuizen. 14-III. t.8.0, S. - -. +
Südlich vom Ketel. 17-III. t.10.5, S.7.5. cc
Bei der Südspitze von Urk. 18-III. t.8.1, S.10.6. +
Bei der Tonne vom Houtrib. 18-III. t.10.2, S.12.8. +
Vor der Mündung des Ketel. 16-VI. t.17.0, S.12.2. rr

1922.

Zuiderzee: Querab von der Ven. 12-VI. t. -, S. -. cc (auch *tonsa!*).

1927.

Zuiderzee: Auf dem Knar. 16-VI. t.15.2, S.7.0. + (auch *tonsa!*).
Hoornsche Hop. 17-VI. t.16.4, S.9.6. c (auch *tonsa!*).

1933.

Zuiderzee: Hoornsche Hop. 6-III. t.4.2, S.5.8. c
Auf dem Knar. 7-III. t.4.8, S.6.2. cc
Bei der Nordspitze von Schokland. 7-III. t.5.6, S.5.5. c

ACARTIA TONSA

1916.

- Zuiderzee: Val van Urk. 2-VIII. t.20.1, S. 10.1. c
 Zwischen Urk und Elburg. 2-VIII. t.20.6, S.7.3. r
 Bei der Signalboje von Elburg. 2-VIII. t.21.0, S.3.0. cc
 Ibid. 3-VIII. t.20.1, S.3.2. r
 Im Ensgat. 3-VIII. t.19.8, S.4.2. c
 Querab von Elburg. 6-VIII. t.17.3, S.6.7. cc
 Zwischen Marken und Pampus. 6-VIII. t.17.8, S.9.5. cc
 Vor den Oranjesluizen. 11-VIII. t.19.8, S.9.2. r
 Durgerdam gegenüber. 11-VIII. t.20.1, S.8.2. r
 Bei der Feuerbake vom Y. 11-VIII. t.20.4, S.8.7. r
 Zwischen der Feuerbake vom Y und Pampus. 11-VIII. t.19.5, S.8.7. +
 Zwischen Pampus und Marken. 11-VIII. t.20.4, S.8.2. +
 Bei Pampus. 15-IX. t.14.3, S.8.3. cc
 Zwischen Pampus und Knar. 15-IX. t.14.4, S.8.1. cc
 Auf dem Knar. 15-IX. t.14.2, S.8.0. cc
 Querab von Harderwijk. 15-IX. t.13.9, S.6.9. cc
 Zwischen Harderwijk und Hoorn. 15-IX. t.14.3, S.9.1. cc
 Ibid. II. 15-IX. t.14.4, S.10.1. cc

i

1917.

- Friesland: Kleine vaart bei Ferwoude. 30-VIII. t.-, S.-. cc
 Groote vaart bei Ferwoude. 30-VIII. t.-, S.-. cc
 Kanal bei Nijhuizum. 30-VIII. t.-, S.-. c

1918.

- N.Holland: Alkmaarder Meer bei Akersloot. 29-VIII. t.16.3, S.11.1. r
 Ibid. 12-IX. t.13.2, S.9.0. cc

1919.

- N.Holland: Noordzeekanaal beim Seitenkanal C. 21-VI. t.18.1, S.11.6. c
 Z.Holland: Haringvliet bei Middelharnis. 26-VIII. t.18.4, S.11.9. cc
 Vor dem Hafen von Hellevoetsluis. 26-VIII. t.18.4, S.12.9. cc
 Nieuwe Maas bei Brielle. 27-VIII. t.17.3, S.6.6. c
 Zuiderzee: Vor Elburg. 18-IX. t.-, S.-. c

1920.

- N.Holland: Noordh. Kanaal bei Schoorldam. 30-VI. t.19.5, S.12.5. r
 Zuiderzee: Bei der Tonne des Enkhuizer Zand. 14-VII. t.19.0, S.16.2. c
 Val van Urk. 14-VII. t.19.0, S.11.0. c
 Querab von Blankenham. 15-VII. t.20.4, S.3.2. +
 Hinter Schokland. 15-VII. t.20.4, S.3.8. +
 Auf dem Knar. 16-VII. t.20.8, S.9.0. +
 Vor Muiderberg. 16-VII. t.20.0, S.9.0. +
 Bei der Feuerbake vom Y. 17-VII. t.20.4, S.8.0. +
 Bei dem Leuchtturm von Marken. 17-VII. t.21.3, S.8.3. +
 Querab von Warder. 17-VII. t.21.5, S.8.6. c
 N.Holland: Alkmaarder Meer. 24-VIII. t.15.2, S.8.1. cc

- Zuiderzee: Bei der Tonne der Gammels. 8-IX. t.15.0, S.17.7. r
 Auf der Munnikplaat. 8-IX. t.15.1, S.—, r
 Beim Vrouwezand. 8-IX. t.14.8, S. 13.7. r
 Bei der Tonne der Hofstede. 9-IX. t.14.4, S.13.5. r
 Bei der Steilen Bank. 9-IX. t.15.4, S.7.9. cc
 Vor dem Hafen von Lemmer. 9-IX. t.17.8, S.7.0. +
 Zwischen Lemmer und Urk. 10-IX. t.14.5, S.—, +
 Val van Urk. 10-IX. t.15.0, S.—, +
 Bei der Tonne des Enkhuizer Zand. 10-IX. t.14.9, S.—, r
 N.Holland: Alkmaarder Meer. 14-IX. t.—, S.—, c
 Zuiderzee: Eingang Hafen von Muiden. 14-X. t.13.1, S.6.0. +

1921.

- Zuiderzee: Querab von der Ven. 15-VI. t.15.4, S.20.7. cc
 Vor der Mündung der Eem. 17-VI. t.19.8, S.—, +
 Gouwzee bei Marken. 18-VI. t.15.0, S.12.3. cc
 N.Holland: Alkmaarder Meer. 30-VI. t.17.5, S.—, +
 Noordh. Kanaal bei Koegras. 29-VII. t.20.1, S.—, c
 Alkmaarder Meer. 19-IX. t.14.6, S.16.9. +

1922.

- Zuiderzee: Querab von der Ven. 12-VI. t.—, S.—, c (auch *biflosa*!).
 In der Mündung der Eem. 4-VIII. t.17.8, S.—, cc

1924.

- Zuiderzee: Val van Urk. 6-VIII. t.—, S.—, rr

1925.

- Friesland: Heeger Meer. 30-IX. t.12.6, S.2.8. +
 Fluessen. 30-IX. t.12.9, S.2.9. c

1926.

- Z.Holland: Spui bei der Fähre. 29-IX. t.15.0, S.—, rr
 Spui beim Haringvliet. 29-IX. t.14.9, S.9.9. cc
 Vuile Gat. 29-IX. t.14.8. S.15.2. cc
 Hollandsch Diep bei Klundert. 29-IX. t.—, S.—, r

1927.

- Zuiderzee: Auf dem Knar. 16-VI. t.15.2, S.7.0. cc (auch *biflosa*!).
 Hoornsche Hop. 17-VI. t.16.4, S.9.6. cc (auch *biflosa*!).
 N.Holland: Zijpe bei Veerburg. 19-VIII. t.18.1, S.10.4. +

1928.

- Friesland: Tjummer Vaart bei Tjum. IX. t.—, S.20.0. cc
 Harlinger Vaart bei Midlum. X. t.—, S. 26.5. cc

1929.

- Friesland: Tjummer Vaart bei Tjum. 2-IX. t.—, S. 21.0. cc
 Harlinger Vaart bei Midlum. 2-IX. t.—, S.25.0. c

1930.

Friesland: Tjummer Vaart bei Tjum. 12-IX. t.-, S.5.1. c

Harlinger Vaart bei Midlum. 12-IX. t.-, S.15.4. cc

1931.

N.Holland: Noordh. Kanaal bei Koegras. 8-IX. t.14.8, S.9.6. +

1932.

N.Holland: Van Ewijcksvaart. 11-X. t.10.6, S.5.5. cc

Amstelmeer. 12-X. t.10.6, S.4.8. cc

1933.

N.Holland: Uitgeester Meer. 7-IX. t.17.0, S.8.0. cc

Zuiderzee: bei der Nordspitze von Schokland. 25-X. t.9.2, S.2.7. cc

Im ganzen habe ich 123 Proben, die zum Teil mit feinmaschigen Planktonnetzen, zum Teil mit grobmaschigeren Crustaceen-Netzen gesammelt wurden, untersucht. Neun Proben, aus einigen Zuiderzee-Häfen sowie aus dem süßen, resp. oligohalinen oberen Teil der Rhein-Maasmündungen, die keine Acartien enthielten, sind aus der Liste fortgelassen und ebenso sieben Proben von der Nordseeküste und dem Wattenmeer, die nur *A. clausi*, aber keine *bifilosa* oder *tonsa* enthielten.

Das älteste mir zur Verfügung stehende Material stammte von den Zuiderzee-Untersuchungen aus den Jahren 1905-1912. Es waren vereinzelte Proben von Sardellen-Eiern, in denen sich auch einige mit dem Aussuchen zufälligerweise hineingeratenen Copepoden vorfanden, über deren Häufigkeitsgrad sich jedoch zur Zeit nichts mit Bestimmtheit aussagen lässt. Die späteren Proben waren dagegen sämtlich genügend repräsentativ, um wenigstens annähernd durch die bekannten Symbole rr, r, —, c und cc angeben zu können, ob die Acartien an Ort und Stelle sehr selten, selten, ziemlich häufig, häufig oder sehr häufig waren.

Die verzeichneten Temperaturen sind die des Oberflächenwassers. S. wurde in der Regel mit Hilfe der KNUDSEN'schen Tabellen aus dem mittels Titration bestimmten Cl-Gehalt gefunden, sonst aus Aräometer-Beobachtungen berechnet. Da die in dieser Weise erhaltenen Zahlen für unsere brackischen Gewässer (insbesondere für die schwachbrackischen) nur annähernd richtig sind, wurden sämtliche Werte für S. nur bis zur ersten Dezimalstelle gegeben. Die Angaben über den (manchmal sehr hohen!) Salzgehalt der friesischen Kanäle sowie über die Frequenz der dort in den Jahren 1928-1930 beobachteten Acartien sind der Arbeit von OTTO und WIELINGA (1933) entnommen.

Aus dem Verzeichnis geht nun zunächst hervor, dass in den Proben 1905–1912 nur *A. bifilosa* gefunden wurde und dass *A. tonsa* bereits im Sommer 1916 in der Zuiderzee recht häufig war. Bis zum Jahre 1933 fanden sich beide Arten in der offenen resp. abgeschlossenen Zuiderzee, die erste jedoch nur in den Winter- und Frühlingsmonaten, die letztere im Sommer und Herbst. Nur einige Juni-Proben enthielten beide Arten und zwar:

12 Juni 1922, querab de Ven (22 *bifilosa* gegen 3 *tonsa*).

16 Juni 1927, auf dem Knar (2 *bifilosa* gegen 23 *tonsa*).

17 Juni 1927, Hoornsche Hop (7 *bifilosa* gegen 18 *tonsa*).

Von jeder Probe wurden 25 erwachsene Weibchen untersucht.

Auch in einer Probe vom Juni 1922, gesammelt vor der Mündung des Kamper Ketel fand ich noch eine vereinzelte *bifilosa*, während sonst auf dieser Fahrt nur *tonsa* gesehen wurde.

Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass *A. bifilosa* ihre maximale Entwicklung im Winter und Frühling etwa von Februar bis Mai erreicht, im Laufe des Juni verschwindet und dann von der Sommerform *A. tonsa*, die ihrerseits vom Juli bis in den November hinein das Plankton beherrscht, ersetzt wird.

In der ehemaligen Zuiderzee war *A. tonsa* in ihrem Vorkommen fast gänzlich auf den seichten inneren Teil, südlich von der Linie Medemblik-Stavoren beschränkt. Nördlich von dieser Linie fand ich sie nur an zwei Stationen, auf den Gammels und bei der Munnikplaat (September 1920), doch in beiden Fällen nur wenig. Im inneren Teil war sie nahezu überall vorhanden und zwar bei Salinitäten von etwa 2 bis 20 ‰, am zahlreichsten jedoch in Wasser von 7 bis 10 ‰.

Wie aus ihrer Verbreitung in der Zuiderzee bereits hervorgeht, ist *A. tonsa*, wie übrigens auch *A. bifilosa*, als eine typische mesohaline Brackwasserform aufzufassen. Diese Auffassung wird in hohem Grade durch die Befunde an dem aus den Rhein-Maasmündungen und den Binnengewässern stammenden Material gestützt. Denn auch hier war sie nur in dem mesohalinen Brackwasser zahlreich vorhanden.

Sehr instructiv waren in dieser Beziehung sechs Proben, die am 29. September des Jahres 1925 mit einem und demselben Netz im südholändischen Aestuariengebiet gesammelt wurden. Die erste Probe dieser Serie, von der Oude Maas beim Eingang des Spui, wo das Wasser noch süß war, enthielt keine Acartien.

Die zweite wurde ungefähr mitten im Spui in nahezu süßem Wasser gefischt und enthielt nur einige *tonsa*. In der dritten und vierten Probe, resp. vom Ausgang des Spui im Haringvliet (S. 9.9⁰/₁₀₀) und vom Vuile Gat (S. 15.2⁰/₁₀₀) war sie in Menge vorhanden. Die fünfte Probe vom Hollandsch Diep bei Klundert, wo das Wasser aufs Neue oligohalinen Charakter aufwies, enthielt wiederum nur einige Exemplare, während sie in der sechsten Probe noch weiter aufwärts im Hollandsch Diep unweit der grossen Brücke bei Moerdijk schliesslich vollständig fehlten.

Sehr auffallend ist das schon frühzeitige Auftreten von *A. tonsa* in den nordholländischen und friesischen Binnengewässern, wo sie, wie aus dem Verzeichnis hervorgeht, mitunter ausserordentlich häufig ist. Tatsächlich wurden die reichsten Proben in jenen Gewässern, besonders im Alkmaarder-, Uitgeester- und Amstelmeer, im Noordhollandsch und Noordzeekanaal und in den beiden Kanälen bei Ferwoude gefischt. Sogar bis in das friesische Seengebiet ist die Art vorgedrungen. Im Herbst 1925 wurden hier an vielen Stellen Planktoneinsammlungen vorgenommen, wobei es sich zeigte, dass nur in den damals schwach-mesohalinen Fluessen und Heeger Meer Acartien vorhanden waren. In den übrigen damals untersuchten, oligohalinen bis rein süßsen Seen, fehlten sie. Die Nachuntersuchung hat gezeigt, dass auch diese Acartien damals verschentlich als *A. bifilosa* gedeutet worden sind.

Die Beantwortung der Frage, um welche Zeit *A. tonsa* zu uns gekommen ist, bietet mancherlei Schwierigkeiten. Zum ersten ist dabei im Auge zu behalten, dass es in dem von mir untersuchten Material noch empfindliche Lücken gibt. So fehlen namentlich Proben aus den wichtigen Jahren 1913, 1914 und 1915. Zweitens ist die Zahl der Proben aus der Periode 1905-1912 verhältnismässig gering. Vor 1913 kam mir keine einzige *A. tonsa* zu Gesicht; 1916 fand ich sie bereits massenhaft in der Zuiderzee. Die Folgerung, dass *A. tonsa* zwischen 1912 und 1916 zu uns gekommen ist, liegt daher auf der Hand. Allein die meisten *A. bifilosa* enthaltenden Proben aus der ersten Periode wurden mit zwei Ausnahmen (Juli 1908 und Juli 1910) in den Monaten Mai und Juni gesammelt, also zu einer Zeit, in der auch nach 1916 *A. bifilosa* in der Zuiderzee zahlreich ist. Herbstproben aus dieser Periode standen mir nicht zur Verfügung, sodass es nicht ausgeschlossen erscheint, dass *A. tonsa* auch damals schon in den Sommer- und Herbstmonaten vorhanden war.

Indessen darf aus dem Umstand, dass weder im Juli 1908, noch im Juli 1910 in der Nähe von Stellen, wo *A. tonsa* später um dieselbe Zeit massenhaft auftrat, auch nur ein Stück dieser Art gefunden wurde, vielleicht doch gefolgert werden, dass sie damals noch nicht in der Zuiderzee vorkam, sondern erst nach dem Jahre 1910 in unseren Gewässern erschienen ist.

Auch über ihre Herkunft sind wir im Ungewissen. Es ist ja möglich, dass die Art schon von alters her bei uns einheimisch war und dass die Frage „woher“, wie für so manches andere Element unserer Brackwasserfauna, sich nicht mit Bestimmtheit beantworten lassen wird.

Ich halte es jedoch, wie es aus dem oben angeführten hervorgeht, für wahrscheinlicher, dass die Einwanderung verhältnismässig rezenten Datums ist. Als Heimatsland für die europäischen Populationen kommt, meiner Ansicht nach, nur Nordamerika in Betracht wo, wie gesagt, *A. tonsa* an der Ostküste einer der gemeinsten Copepoden des Brackwasserplanktons ist. Der Transport über den Atlantischen Ozean erscheint für eine euryhaline Form nicht ausgeschlossen, ebensowenig wie eine Einwanderung in die Nordsee durch den Englischen Kanal ¹⁾. Es gibt zahlreiche Beispiele von Tieren, die, ursprünglich in Nordamerika beheimatet, nachher auch an den nordeuropäischen Küsten gefunden wurden. Ich erinnere hier nur an *Synchaeta bicornis* Smith, die Frau WIBAUT (1922) in der Zuiderzee entdeckte, und an *Sagartia luciae* Verrill, deren Vorkommen bei Den Helder wiederholt festgestellt wurde. Letztere soll nach GURNEY (1923) etwa im Jahre 1897 im Brackwasser der Norfolk-Küste erschienen sein und hat sich dort seither eingebürgert. Besonders interessant sind schliesslich die Mitteilungen des zuletzt genannten Autors (1933) in Bezug auf das erst neuerdings festgestellte Vorkommen eines zweiten nordamerikanischen Planktoncopepoden, nämlich *Eurytemora americana* Williams, der in Brackwasser bei Lancing (Sussex) und auf der Insel Wight,

¹⁾ Vielleicht könnte, wie ich vor Kurzem betont habe (1934), eine Nachuntersuchung von seit dem Anfang des Jahrhunderts im Atlantischen Ozean gesammelten Planktonproben hier die gewünschte Auskunft bringen. Der von KLIE (l.c., S. 275) gegen die mutmassliche Einwanderung von *A. tonsa* durch den Kanal erhobene Einwand, dass die Art dann bei den Zuidersee-Untersuchungen in den Jahren 1920 und 1921 vollständig übersehen worden wäre, ist nach dem hier Mitgeteilten hinfällig. Sie wurde übersehen!

sowie vereinzelt im Englischen Kanal bei Plymouth gefangen wurde. Soviel mir bekannt ist, wurde diese Art bis jetzt noch nicht an den Küsten des westeuropäischen Festlandes beobachtet, doch dürfte auch hier eine Nachprüfung des in Betracht kommenden Materials nicht ohne Interesse sein.

24 April 1934.

LITERATURVERZEICHNIS

- CLEVE, P. T., 1901. Plankton from the Indian Ocean and the Malay Archipelago. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XXXV, 5, 58 p.
- , 1903. Report on Plankton collected by Mr. Thorild Wulff during a Voyage to and from Bombay. Ark. för Zool. I, p. 329-381, pl. 16-19.
- DANA, J. D., 1849. Conspectus Crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e classe Reipublicae foederatae duce, lexit et descripsit. Pars altera. Proc. Amer. Acad. Boston. II, p. 9-61.
- , 1852. Crustacea. In: U. S. Exploring Expedition during the years 1838-1842 under the command of Charles Wilkes. XIII, 2. Philadelphia, 4°, atlas in fol.
- ESTERLY, C. O., 1905. The pelagic Copepoda of the San Diego Region. Univ. Cal. Publ. Zool. II, 4, p. 113-233.
- , 1924. The free-swimming Copepoda of San Francisco Bay. Ibid. XXVI, 5, p. 81-129.
- GURNEY, R., 1923. A Sea-Anemone (*Sagartia Luciae* Verrill) in Brackish Water in Norfolk. Trans. Norf. Norw. Natur. Soc. XI, 4, p. 434-437.
- , 1933. British Fresh-Water Copepoda. III. London.
- GIESBRECHT, W., 1889. Elenco dei Copepodi pelagici raccolti dal tenente di vascello G. Chierchia durante il viaggio della R. Corvetta „Vettor Pisani“ negli anni 1882-1883, e dal tenente di vascello F. Orsini nel Mar Rosso, nel 1884. Atti R. Accad. Lincei Roma. (4), V, p. 24-29.
- , 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel, und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIX Monographie. Berlin, 831 p., 4°, Atlas von 54 Taf., 4°.
- KLIE, W., 1933. Neues zur Crustaceen-Fauna Norddeutschlands. Abh. Nat. Ver. Bremen. XXVIII, 4, p. 271-276.
- OTTO, J. P. en D. T. WILTINGA, 1933. Hydrobiologische Notizen vom Brackwassergebiet der Provinz Friesland, speziell in der Nähe von Harlingen. Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (3) III, 2-3, p. 49-74.
- REDEKE, H. C., 1934. On the Occurrence of two Pelagic Copepods, *Acartia bifilosa* and *Acartia tonsa*, in the Brackish Waters of the Netherlands. Journal du Conseil, IX, p. 39-45.
- REMY, P., 1927. Note sur un Copepode de l'eau saumâtre du canal de Caen à la mer [*Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa* Dana]. Ann. Biol. Lac. XV. (1926), p. 169-186.

- SHARPE, R. W., 1911. Notes on the marine Copepoda and Cladocera of Woods Hole and adjacent regions, including a Synopsis of the Genus of the Harpacticoida. Proc. U. S. Nat. Museum, XXXXVIII, p. 405-436.
- STEUER, A., 1915. Revision der Gattung Acartia Dana. Zool. Anz. XLV, 9, p. 392-397.
- , 1923. Bausteine zu einer Monographie der Copepodengattung Acartia. Arb. Zool. Inst. Innsbruck. 1, 5, p. 91-144. 11 Taf.
- WHEELER, W. M., 1901. The free-swimming Copepods of the Woods Hole Region. Bull. U. S. Fish Comm. XIX (for 1899), p. 157-192.
- WIBAUT-ISEBREE MOENS, N. L., 1922. Raderdieren. In: Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder, p. 279-288. 4°.
- WILLIAMS, L. W., 1906. Notes on marine Copepoda of Rhode Island. Amer. Nat. LX, p. 639-660.
- , 1907. List of Rhode Island Copepoda, Phyllopoda and Ostracoda. Ann. Rep. Comm. Int. Fish. Rhode Island. XXXVII, p. 69-79. 3 pl.
- WOLFENDEN, R. N., 1905. Notes on the Collection of Copepoda. In: Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archip. II, suppl. 1. Cambridge. p. 989-1040. 4°.

MITTEILUNG ÜBER EINE REIFE PLAZENTA VON PHOCAENA PHOCAENA (LINNAEUS)

VON

N. J. TEN CATE HOEDEMAKER, Utrecht.

AUS DEM HUBRECHT LABORATORIUM IN UTRECHT.

EINLEITUNG.

Über die Placentation der Cetaceen wurde bisher nur wenig publiziert. Da die meisten dieser Untersuchungen bereits ziemlich alt sind und meist an schlecht fixiertem Material angestellt wurden, wissen wir über den histologischen Bau der Cetaceenplazenta nur wenig. Obwohl WISLOCKI, der die Placentation von *Phocaena phocaena* untersuchte, über gut fixiertes Material verfügte, sind seine Abbildungen unzureichend, sodass wir uns kein richtiges Bild von dieser interessanten Plazenta machen können.

Da ich in den Besitz von gut fixiertem Material von *Phocaena phocaena* kam, entschloss ich mich den histologischen Bau dieser Plazenta näher zu untersuchen. Von einem Vergleich der Phocaenaplazenta mit denen anderer Cetaceen habe ich abgesehen, da alle Untersuchungen auf diesem Gebiete an schlecht fixiertem Material erfolgten und daher nicht für eine histologische Bearbeitung in Frage kamen.

LITERATUR.

Die wenigen guten Angaben über die Braunfischplazenta findet man in den Publikationen von KLAATSCH (1886) und WISLOCKI (1933). KLAATSCH gab hauptsächlich eine anatomische Beschreibung, da der schlechte Fixationszustand seines Materials eine histologische Untersuchung nicht zuließ, während WISLOCKI neben die anatomische Beschreibung auch histologische Einzelheiten beschrieb. Nebenbei will ich hier noch auf die Publi-

kationen von TURNER und ANDRESEN aufmerksam machen, in welchen man gute Beschreibungen über den anatomischen Bau anderer Cetaceenplazenten findet.

MATERIAL UND TECHNIK.

Das mir zur Verfügung stehende Material bestand aus einer aufgeschnittenen und in Formol fixierten Fruchtblase, aus welcher das Embryo entfernt wurde, während ausserdem noch Teile der Fruchtblase (Amniochorion) und ein Stück der Uteruswand in Bouinschem Gemisch fixiert waren. Da die beiden letztgenannten Teile aber jeder für sich fixiert wurden,



Fig. 2. Schematischer Schnitt durch das Plazentarlabirynth senkrecht zur Uteruswand. Mütterliches Gewebe schwarz, foetales punktiert (Nach einer Photographie von WISLOCKI).

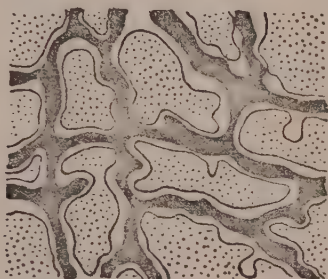


Fig. 3. Schematischer Schnitt durch das Plazentarlabirynth parallel zur Uteruswand. Mütterliches Gewebe schwarz, foetales punktiert (Nach einer Photographie von WISLOCKI).

war es mir nicht möglich mütterliches und foetales Gewebe in ihrem placentären Zusammenhange untersuchen zu können. Darum füge ich hier einige schematische Abbildungen ein, welche nach Photographien von WISLOCKI hergestellt wurden. (Fig. 2 und 3).

Die hier behandelte Plazenta stammte von einem 168 cm messendem Muttertier, welches am 25. April 1933 bei den Helder gefangen wurde und durch Vermittlung der dortigen Zoologischen Station nach Utrecht versandt wurde. Herr E. J. SLIJPER fixierte unter Leitung von Herrn Dr. D. DE LANGE dieses Material und stellte es mir zur Verfügung. Ich danke beiden Herren auch an dieser Stelle bestens dafür.

Für die histologische Untersuchung wurden kleinere Teile der

Fruchtblase und Uteruswand nach der Peterfischen Methylbenzoat-celloidinmethode eingeschlossen, geschnitten und mit Hämalan-Congorot, Delafield's Hämatoxylin-van Gieson und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt.

TOPOGRAPHIE.

Der beinahe erwachsene Foetus war 74 cm lang. Wahrscheinlich steht das von mir untersuchte Entwicklungsstadium der Plazenta zwischen den von KLAATSCH (92 cm) und WISLOCKI (62 cm) untersuchten Objekten ein. Der Foetus lag im linken Uterushorn; dies scheint bei den Cetaceen Regel zu sein. Die Topographie der fötalen Anhänge zeigt die Figur 1 (Taf. III). Der Foetus ist ganz durch das Amnion umgeben. Dieses ist zum grössten Teil mit dem Chorion verwachsen (Amniochorion) während der Rest mit der Allantois (Allantoamnion) verwachsen ist. Im Gegensatz zur Plazenta welche KLAATSCH beschrieb und in Übereinstimmung mit der von WISLOCKI untersuchten befand sich das Amnion nur im linken schwangeren Uterushorn. Dagegen erstreckte sich die Allantois über das gesamte rechte Uterushorn und zum Teil noch über das linke, wie Fig. 1 zeigt. Der im rechten Horn liegende Teil der Allantois ist mit seiner ganzen Oberfläche mit dem Chorion verwachsen, während der im linken Horn liegende Teil teilweise mit dem Chorion, zum anderen Teil mit dem Amnion verwachsen ist. Das Allantoamnion und der Nabelstrang sind mit braunen Papillen besetzt, welche aus einem Bindegewebskern mit darüber liegendem Amnionepithel bestehen. In dem bindegewebigen Zentrum liegt angehäuftes Pigment. Die Rolle dieser Papillen – sie wurden auch von KLAATSCH und WISLOCKI beschrieben – ist noch unerklärt. Sie scheinen auch bei anderen Cetaceen und auch bei Perissodaktylen vorzukommen. Die Fruchtblase ist auf seiner gesamten Oberfläche mit baumförmig verzweigten Papillen besetzt. Diese Zotten passen in übereinstimmende Krypten der Uteruswand (Fig. 2 und 3). Sie besitzen nicht überall die gleiche Länge, sondern sind im Allgemeinen am Allantochorion länger als am Amniochorion und erreichen im infertilen Horn die grösste Länge. Wie uns von der Ruminantenplazenta her bekannt ist, beschränkt sich die Ausbreitung der Anheftung nicht nur auf jenen Teil der Keimblasenwand unter welcher sich die entodermale Allantois befindet, sondern es nimmt auch das Amniochorion an der Bildung der Plazenta teil.

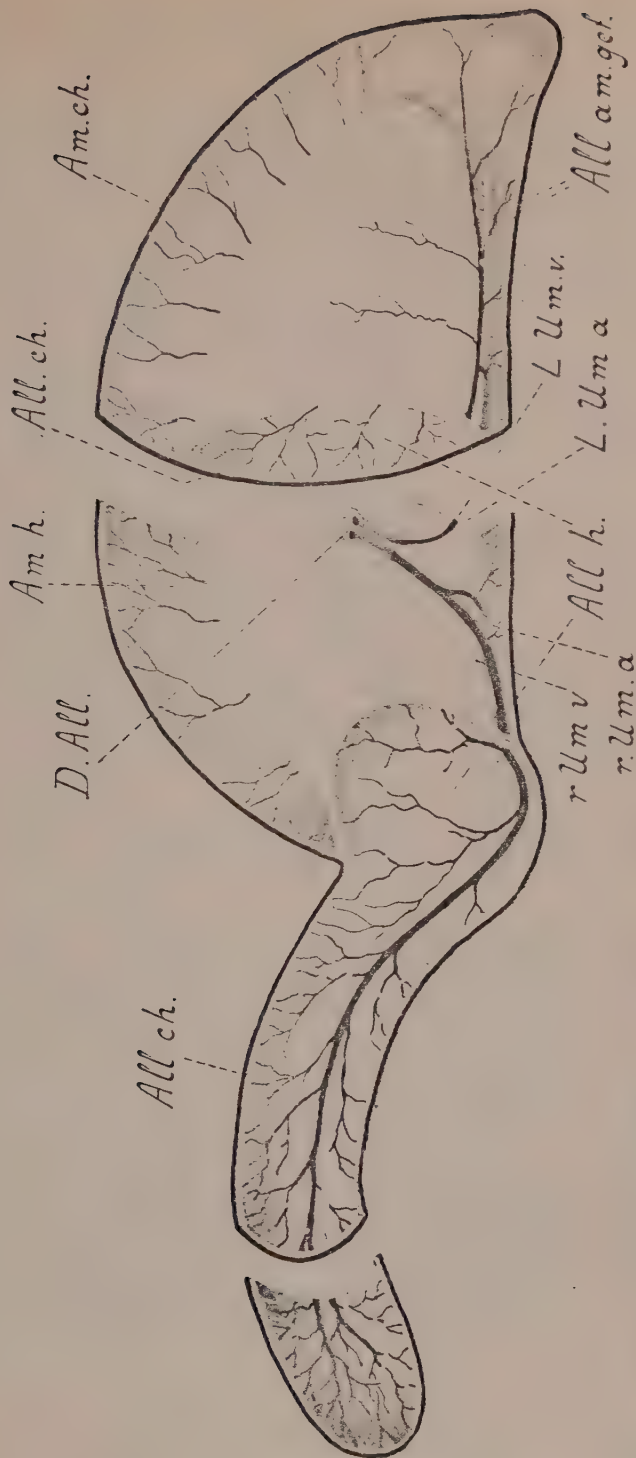


Fig. 1. Plastisches Schema der Fruchtblase, Embryo und vordere Hälfte der Fruchtblase entfernt. Chorion: schwarz; All. ch., Allantoischorion; Am. ch., Amniochorion; All. h., Allantoishöhle; Am. h., Amnionhöhle; D. All. Allantoisgang; r. Um. a., rechte Umbilikalarterie; L. Um. a., linke Umbilikalarterie; r. Um. v., rechte Umbilikalvene; L. Um. v., linke Umbilikalvene; All. am. gel., Allantoisganggefäße.
(Zeichnung von L. H. BRETSCHNEIDER).

N. J. TEN CATE HOEDEMAKER. Mitteilung über eine reife Plazenta von *Phocaena phocaena* (Linnaeus).

Die Vascularisation der Plazenta erfolgt durch zwei Paar Umbilicalgefäße (Fig. 1). Die rechte Umbilicalarterie und -vene sind dicker als die linken und versorgen vor allem jenes im rechten Uterushorn gelegene Plazentargebiet. Das linke Horn wird hauptsächlich durch die linken Umbilicalgefäße versorgt. Sie sind, wie erwähnt, dünner als die rechten, Dies kann auf den Umstand zurückzuführen sein, dass die von ihnen versorgten foetalen Zotten in diesem Gebiete geringer entwickelt sind. Betrachtet man den Verlauf der foetalen Blutgefäße, dann fällt auf (Fig. 1), dass sie sich nicht an die Ausbreitung der entodermalen Allantois halten. Dies spricht für die Annahme DE LANGES (1924, S. 296: „Die Bildung der Foetalanhänge und der Plazenta der Amnioten“), dass die mesodermale Allantois und die entodermale Allantois als zwei verschiedene Organe aufgefasst werden müssen, welche sich auch mehr oder minder unabhängig voneinander entwickeln.

Von Dottersack oder Dottersackgefäßen ist in diesem Stadium nichts mehr zu finden; ein Allantoisgang ist vorhanden.

Diese von mir hier beschriebene Topographie stimmt mit der Beschreibung WISLOCKIS ziemlich überein. Das von KLAATSCH entworfene Schema aber zeigt einige wichtige Abweichungen, welche vielleicht darauf zurückzuführen sind, dass das von ihm untersuchte Exemplar jünger war. Bei der von KLAATSCH untersuchten Plazenta war vor allem die Allantois weniger stark entwickelt, sodass sie nicht das gesamte rechte Horn füllte (Fig. 4a). Ein Grossteil des Chorions im rechten Horn wurde hier vom Amnion bekleidet. Der zweite Unterschied besteht darin, dass bei dem Material von KLAATSCH das linke Horn der Keimblase in eine lange Spitze ausläuft, welche gefaltet im Uterus lag (Fig. 4a). Sowohl in meinem Material als in jenem von WISLOCKI war davon nichts zu sehen.

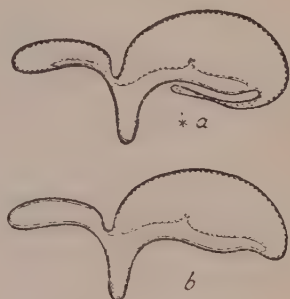


Fig. 4. Schema von der Topographie der Eihäute; a, nach KLAATSCH, b, nach eigenen Befunden. Dick schwarz: Chorion; punktiert: Amnion; dünn schwarz: Allantois; Allantoishöhle punktiert; * ungebogenes linkes Horn der Keimblase.

HISTOLOGIE.

Wie bereits erwähnt waren bei meinem Material Uteruswand und Keimblase getrennt fixiert. Infolge des Loslösens der mütterlichen und foetalen Plazenten wurden Uterus- und Chorionepithel an vielen Orten stark geschädigt, sodass die Untersuchung dadurch einigermassen erschwert wurde. Soweit dies möglich

war konnte ich aber nirgends ein wirkliches Fehlen dieser Epithelien feststellen. Auch WISLOCKI, welcher intaktes Plazentamaterial untersuchte, stellte fest, dass beide

Epithelien vorhanden waren. Der mütterliche Anteil der Plazenta wird von einem stark verzweigten Kryptenlabyrinth gebildet, in welches die ebenfalls stark verzweigten foetalen Zotten passen. Wie bereits erwähnt, sind die Chorionzotten nicht überall gleich stark entwickelt; jedoch ist der histologische Bau beider Gebiete, soweit ich feststellen konnte, gleich. Fig. 5 (Taf. IV) zeigt ein Photogramm eines Schnittes durch die Uteruswand, während die

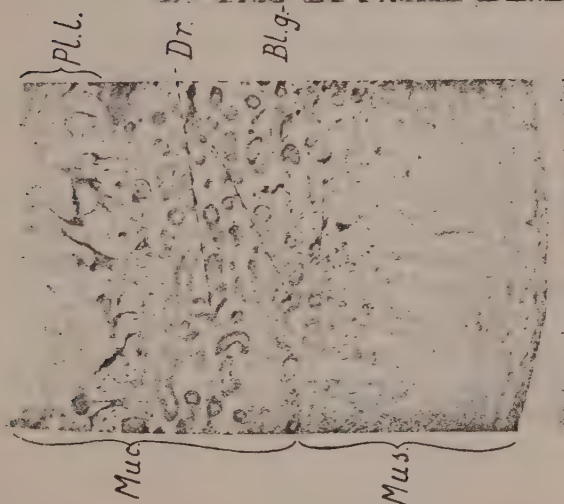


Fig. 7. Teil des mütterlichen Labyrinthes. Man beachte die grosse Anzahl von Kapillaren und die geringe Dicke des mütterlichen Epithels. Blutgefässe und Kapillaren schwarz; mütterliches Epithel punktiert.

Vergr. $\pm 200\times$.

Figuren 6a und 6b (Taf. IV) Schnitte durch einen stark und weniger stark verzweigten Teil des mütterlichen Plazentalabyrinthes wiedergeben.

Die Uteruswand besitzt eine gut entwickelte Muscularis. Die Mucosa uteri enthält sehr viele Drüsengänge und ein stark entwickeltes Blutgefässsystem, welches sich in ein aussergewöhnlich stark verzweigtes Kapillarnetz unter dem Epithel fortsetzt (Fig. 7). Dieses Epithel ist am Boden der Krypten höher als an



5

Fig. 5. Schnitt durch die schwangere Uteruswand. Foetales Gewebe nicht vorhanden. Mus., Muscularis; Muc., Mucosa uteri; Dr., quergetroffene Drüsengänge; Pl., Plazentalabyrinth welches an dieser Stelle wenig verzweigt ist. Photogramm. Vergr. 20 X.



6 a

6 b

Fig. 6. Schnitt durch das mütterliche Plazentalabyrinth. a, Teil mit stark entwickeltem Labyrinth. b, Teil, welcher wenig verzweigt ist. Der dunkle Ton manicher Septa und Blutgefäßwände wird von Pigmentanhäufung verursacht. Blg., Blutgefasse; Dr., Drüsengänge; Pl., Plazentalabyrinth; Kr.ep., mit Pigment beladenes Epithel der Krypten. Photogramme. Vergr. $\pm 40 \times$.

der Peripherie der mütterlichen Zotten (Fig. 8, 9). Am Boden der Krypten kann man noch sehr deutliche Zellgrenzen feststellen, während das Epithel der eigentlichen Zotten einen mehr syncytialen Charakter trägt. Im hohen Kryptenepithel trifft man viel Pigment in den Zellen an; aber auch an vielen anderen Orten des mütterlichen und foetalen Gewebes kommt es vor. So ist die Media mancher Blutgefäße sehr pigmentreich, aber auch im Lumen der Blutgefäße findet man es zwischen den Blutkörperchen. Während das Pigment überall diffus verteilt ist, findet man es in auffallender Weise im Uterusepithel und zwar am

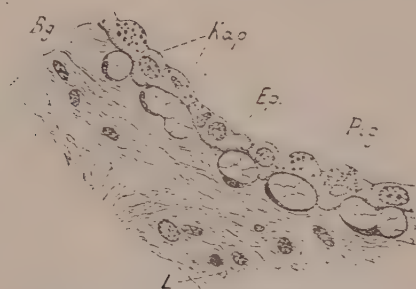


Fig. 8. Boden einer mütterlichen Krypte. Ep., Epithel; Pig., Pigment; Kap., Kapillare, mit Blutkörperchen gefüllt; L., Leukozyt. Vergr. $\pm 450\times$.



Fig. 9. Spitze eines mütterlichen Septums; Ep., das hier sehr dünne Epithel; Kap., Kapillare. Vergr. $\pm 450\times$.

Grunde der Krypten in Form grosser Tropfen (Vakuolen, Fig. 8). In wie weit dies nun auf eine Sekretion von Pigment durch das Uterusepithel in das Chorion des Embryos weist oder umgekehrt auf eine Art Exkretion vom Foetus aus, muss ich unentschieden lassen. Hie und da findet man in muldenförmigen Vertiefungen der Mucosa uteri die in diesem Stadium geschlossenen Mündungen der Uterusdrüsen.

Auch das foetale Gewebe ist durch ein stark entwickeltes Kapillarnetz gekennzeichnet. Es liegt nicht nur unter dem Chorionepithel, sondern dringt auch in dieses Epithel ein, sodass dadurch die Kapillaren unmittelbar an die Oberfläche der Keimblase gelangen. Die Braunfischplazenta ist aussergewöhnlich kapillarreich. Es ist nicht ausgeschlossen, dass dies mit der Lebensweise dieser Tiere im Zusammenhang steht. Am Ende einer langen Tauchperiode wird nämlich in der Regel im mütterlichen Blut die Sauerstoffspannung niedrig und die

Kohlensäurespannung hoch sein, wodurch auch an den Gasaustausch der Plazenta hohe Anforderungen gestellt werden. Das Chorionepithel ist kubisch und besitzt sehr deutliche Zellgrenzen, einen Stäbchensaum und Schlussleisten. WISLOCKI meinte allerdings, dass das Chorionepithel ein Syncytium sei. Für das von mir untersuchte Stadium gilt dies nicht, es besitzt da durchgehende deutliche Zellgrenzen. Aus den Photogrammen WISLOCKIS glaube ich feststellen zu können, dass bei seinem Material das Chorion einigermassen mazeriert war, sodass die



Fig. 10. Foetale Zotte. Foetales Epithel gestrichelt; foetale Blutgefäße und Kapillaren schwarz. Vergr. $\pm 150\times$.

Zellgrenzen verwischen. Das Eindringen von Kapillaren ins Epithel ist eine Erscheinung, welche in der letzten Zeit bei vielen Plazenten festgestellt werden konnte. Unter anderen ist es bei Wiederkäuern von ANDRESEN, bei der Plazenta von *Gazella rufiformis* von KROELLING, bei der Tapirplazenta von SCHAUDER, bei der Schweineplazenta von BENNESCH, GOLDSTEIN und neuerdings auch

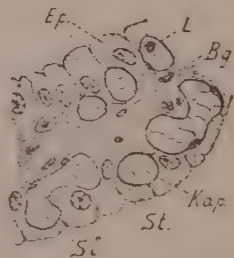


Fig. 11. Stark vergrößerter Teil einer foetalen Zotte. Ep., Epithel; L., in einer Kapillare liegender Leukozyt; Kap., Kapillare; Bg., Bindegewebe; St., Stäbchensaum; Sl., Schlussleisten. Vergr. $\pm 450\times$.

durch BRAMBEL beobachtet worden. Wie ich in meiner Publikation über die Plazenten von *Mustelus* und *Seps* zeigen konnte, dringen auch bei *Seps* im Paraplazentargebiete die Kapillaren sowohl ins mütterliche als auch ins foetale Epithel ein.

Betrachtet man bei den verschiedenen Tieren die Art, in welcher Plazentation ein inniger Kontakt zwischen mütterlichem und foetalem Blutstrom erreicht wird, dann sehen wir, dass verschiedene Wege zu diesem Ziele führen können.

1. Es wird das mütterliche Gewebe zerstört wie bei der syndesmochorialen, endotheliochorialen und haemochorialen Säugerplazenta.

2. Es wird das foetale Gewebe zerstört, wie ich bei der *Mustelus*plazenta feststellen konnte.

3. Die Kapillaren dringen in das Chorion- und Uterusepithel ein (*Seps*).

Diese drei Methoden kommen aber in der Regel kombiniert vor. So geht z.B. bei der Ruminantiaplazenta auch mütterliches Gewebe verloren, während bei der *Mustelus*plazenta ins mütterliche Epithel Kapillaren eindringen. Aus dem oben beschriebenen ist ersichtlich, dass auch bei jenen Plazenten, welche ohne Gewebeerstörung entstehen, doch ein inniger Kontakt zwischen mütterlichem und foetalem Blutstrom zustande kommt, indem die Kapillaren unmittelbar an die Oberfläche gelangen.

Da bei der von mir untersuchten Plazenta die Uterusdrüsen geschlossen sind und die Kapillaren ins Chorionepithel eindringen, glaube ich wohl sicher annehmen zu müssen, dass der Austausch zwischen Muttertier und Foetus beim Braunfisch in diesem Stadium ein haemotrophischer ist. Es könnte aber dennoch sein, dass am Boden der mütterlichen Krypten durch die hohen Epithelzellen doch noch Histiotrophe abgeschieden wird. WISLOCKI nimmt dies für das von ihm beschriebene Stadium an.

Histologisch erinnert die Braunfischplazenta sehr an die des Pferdes und des Tapirs, welche von SCHAUDER und BONNET beschrieben worden sind. Auch bei diesen finden wir ein stark verzweigtes Plazentarlabirynth, wobei mütterliches und foetales Epithel erhalten bleibt, während ausserdem die Beschreibung, welche die obengenannten Autoren vom Chorion und Uterusepithel geben, mit dem von mir bei *Phocaena* Gefundenen übereinstimmt.

LITERATUR.

- ANDERSEN, 1927. Die Plazentome der Wiederkäuer. Morph. Jahrb., Bd. 57.
 ANDERSON, J., 1878. Anatomical and Zoological Researches, Compr. an Account of the Zoological Results of the two Expeditions to Western Yunnan, and a Monograph of the two Cetacean Genera *Platanista* and *Orcella*, London, 1878.
 BENNESCH, H., 1925. Wiener Tierärzt. Monatschr., Bd. 12.
 BONNET, R., 1920. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.
 BRAMBELL, C. E., 1933. Allantochorionic differentiations of the Pig. Amer. Journ. of Anat., vol. 52.
 GOLDSTEIN, S. R., 1926. A note on the Vascular relations and Areolae in the Placenta of the Pig. Anat. Rec., vol 34.
 GROSSER, O., 1927. Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation. München, 1927.
 GOLDBERG G. and NANSEN, F., 1894. On the Development and Structure of the Whale, Bergens Museum.

- DE LANGE, D., 1924, Die Bildung der Foetalanhänge und der Placenta bei den Amnioten. Anat. Anz., Bd. 58.
- ———, 1933. Plazentarbildung, Handb. d. vergl. Anat., Bd. 6.
- KLAATSCH, H., 1886. Die Eihüllen von *Phocaena communis*, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26.
- MÜLLER, H. C., 1920. Zur Entwicklungsgeschichte von *Phocaena* Less. Arch. Naturg., Bd. 86, Abt. A.
- TEN CATE HOEDEMAKER, N. J., 1933. Beiträge zur Kenntnis der Plazentation bei Haien und Reptilien. Z. f. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 18.
- TURNER, W., 1871. On the Gravid Uterus and the Arrangement of the Foetal Membranes in the Cetacea. Trans. Roy. Soc. Edinburg, vol. 26.
- WISLOCKI, G. B., 1933. On the Placentation of the Harbor Porpoise (*Phocaena phocaena* (Linnaeus), Biological Bulletin, Vol. 65.
-

THE EXTREMES IN PERCENTAGES OF DISSOLVED OXYGEN TO WHICH THE FAUNA OF A ZOSTERA FIELD IN THE TIDE ZONE AT NIEUWEDIEP CAN BE EXPOSED

BY

G. J. BROEKHUYSEN Jr.

ZOÖLOGISCH STATION, DEN HELDER.

During the year 1932 I studied the influence of some ecological factors on the fauna of a *Zostera* field, exposed to the air at low tide. The results obtained were interesting, but at the same time showed that it was impossible, in the short time at my disposal, to get an insight into the true influence of these ecological factors. Moreover, during the summer or autumn of 1932, the *Zostera marina* vegetation (not that of *Zostera nana*) disappeared.

Though, therefore, the results of the observations were not published, some figures on the quantity of oxygen at the disposal of the fauna seem worth mentioning and follow below. They were made during one whole day and one whole night, on August 4 and 19/20 respectively.

WINKLER's macro-method was used (later on compared with the more exact micro-method, see VAN DAM, 1933). Pre-oxidizing of the samples was omitted because the methods in use seem to be unsatisfactory (ALSTERBERG, 1930; MAUCHA, 1932). The pollution of the water by organical matter and the presence of H_2S (BRUCE, 1928; SHELFORD, 1914 and 1916) doubtless are, at least partially, the reasons for the relatively great differences between the figures of duplo analyses.

The observations were made from a small boat at the margin of the field. Here a very shallow channel existed between the *Zostera* field and a low stone dam, to which the boat was fastened. In this way the inflow of the water and the retreat of the tide could nicely be followed. On such wide flats as the

one under consideration the water margin during the rise of the tide moves very fastly and the moment a certain place is reached can exactly be given. This is of some importance in connection with the results given below.

The observations (concerning the temperature, Cl ‰, O_2 content in cm^3 per l, in mg per l and in percentage of saturation) are given in table I and II and figures 1 and 2. The chief interest of the day figures lies in the fact of the total absence of oxygen at 5 a.m. and the enormous supersaturation (260% of saturation) at 3 p.m. Low water occurred at about 3 a.m. At 5.30 a.m. the margin of the inflowing water reached the boat (line A, fig. 1). As could be expected this inflowing water brought oxygen to the field, as follows from the second observation. It should be remarked that the curve, for want of an observation at the base of line A, gives a false impression of the oxygen increase at the moment the water reached the boat. — During the time the water came to a standstill (line B gives the moment the first noticeable ebb-influence was observed) the quantity of oxygen gradually increased and this increase continued during the falling of the water. Between 12 a.m. and 2 p.m. the curve shows a very steep rise. The field is falling dry and photosynthesis is important owing to the great intensity of the light. At 3 p.m. supersaturation was maximal and had reached the enormous figure of 260‰. SHELFORD (1914) found an oxygen percentage of 161 and 177‰ of supersaturation under *Ulva*. — No wonder that fairly large bubbles arise! After 3 p.m. the curve begins falling steeply, the intensity of the light is diminishing and oxygen is being consumed faster than it is produced.

The figures for the night of Aug. 19-20 confirm the figures of Aug. 4, in so far as a very low percentage of oxygen during the hours of darkness is concerned. At 11 p.m. the water began falling. The decrease in oxygen continued till 1 a.m., when no oxygen could be indicated. Oxygen remained absent till about 6 a.m.; the small quantity of oxygen present in the sample of 5 a.m. is doubtless due to the fact that the sample was taken at a spot where the water was rippling and consequently absorbing oxygen from the atmosphere. At 6.30 a.m. the margin of the rising water reached the boat. Though the next observation was made at 7 a.m., there is no doubt that the rise in both oxygen and temperature curves is due to the inflowing water. At 8 a.m.

the recording of data was stopped. The wind had gained force and the water was very rough.

The observations mentioned above show that the oxygen percentage of the water of a *Zostera* field is liable to very great variations within a short time. Moreover a low percentage of oxygen may remain for several hours especially when low water occurs during the night. Though I do not dare to say too much about this point, the observations I made about the behaviour of some animals (*Gobius minutus*, *Crangon vulgaris*, *Carcinides maenas*) pointed to a lack of oxygen experienced by them. We may ask how organisms can bear such conditions. That some of them can live in water with a low oxygen percentage during some time appears from the observations of POWERS and SHIPE (1928) and PRUTHI (1926). We must keep in mind, however, that low oxygen tensions in a *Zostera* field as mentioned above are accompanied by a low P_H and that the latter may also be a cause of the behaviour of the organisms. The lack of sufficient observations forbids me to go further into this point.

For help and advice I am much indebted to Ir. F. LIEBERT, Laboratorium voor Chemisch, Microbiologisch en Hydrografisch Visscherij Onderzoek, Den Helder, and to Dr. J. VERWEY, Zoologisch Station.

LITERATURE.

- ALSTERBERG, G., 1930. Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten elementaren Sauerstoff, sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen. *Biochem. Zeitschr.*, Bd. 170.
- BRUCE, J.R., 1928. Physical Factors on the Sandy Beach. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, vol. 15.
- DAM, L. VAN, 1933. Een nieuwe Mikromethode ter Bepaling van in Water opgeloste Zuurstof. *Chemisch Weekbl.*, Deel 30.
- MAUCHA, R., 1932. Hydrochemische Methoden in der Limnologie. *Die Binnengewässer*, Bd. 12.
- POWERS, E. B., and SHIPE, L. M., 1928. The Rate of Oxygen Absorption by certain Marine Fishes as affected by the Oxygen Content and Carbondioxyde Tension of the Sea-water. *Publ. Puget Sound Biol. Station*, vol. 5.
- PRUTHI, H. S., 1926. The Ability of Fishes to extract Oxygen at different Hydrogen Ion Concentrations of the Medium. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, vol. 14.
- SHIELFORD, V. E., and POWERS, E.B., 1914. An experimental Study of the Movements of Herring and other Salt Water Fishes. *Biol. Bull.*, vol. 28.
- SHIELFORD, E.V., 1916. Physiological Differences between Marine Animals from different Depths. *Publ. Puget Sound Biol. Station*, vol. 1.

TABLE I.

Series of oxygen-observations made on Aug. 4, 1932, in the daytime

Hour	Temp.	Cl % /100	O ₂ cm ³ / l	O ₂ % sat. ¹⁾	O ₂ mg/ l	Aver. % sat.	Remarks.
5 a.m.	—	—	0.00	0.00	0.00	0.00	During previous days much rainfall. 5.30 a.m. margin of the water near the boat.
6 a.m.	15.1	15.32 15.34	4.00 3.67	65.00 60.00	5.76 5.25	63.00	Strong inflow of water, field not yet inundated, sun is shining.
6.30 a.m.	15.6	15.41 15.40	4.33 4.03	72.00 67.00	6.20 5.76	70.00	Field quite inundated. 6.40 — sun disappears.
7.30 a.m.	15.9	15.54 15.54	4.29 4.35	72.00 73.00	6.14 6.21	73.00	Stone dam nearly inundated. Stone dam quite inundated. Sun is shining at 8 a.m.
8.30 a.m.	16.9	15.55 15.56 15.57 15.55	4.78 4.84	82.00 83.00	6.84 6.93	83.00	Sun behind light clouds — water rising slowly. 8.40 a.m. — sun is shining for a moment.
9.30 a.m.	17.6	15.73 15.76	5.13 5.10	89.00 89.00	7.34 7.30	89.00	
10.30 a.m.	17.5	15.64 15.65	5.73 5.68	98.00 97.00	8.19 8.12	98.00	Strong flow of ebb water over stone dam.
12 noon	17.4	15.35 15.35	6.41 6.34	108.00 107.00	9.17 9.07	108.00	
1 p.m.	19.1	15.39 15.38	10.85 11.04	189.00 193.00	15.51 15.79	191.00	Dry spots in the field — sun is shining.
2 p.m.	21.9	15.41 15.41	14.40 13.27	265.00 244.00	20.59 18.97	255.00	
3 p.m.	22.3	15.57 15.55	14.13 14.06	263.00 261.00	20.20 20.10	262.00	No sun for a little while. 3.30 p.m. — sun is shining again.
4 p.m.	23.3	15.69 15.70	12.67 12.52	240.00 237.00	18.11 17.90	239.00	
5 p.m.	22.4	15.87 15.87	10.00 10.34	186.00 192.00	14.30 14.87	189.00	

¹⁾ Calculated after table by FOX in H. W. HARVEY (1928, Biological Chemistry and Physics of Sea Water).

TABLE II.

Series of oxygen-observations made on August 19/20, 1932, during the night.

Hour	Temp.	Cl %/100	O ₂ cm ³ /l	O ₂ % sat.	O ₂ mg/l	Aver. % sat.	Remarks
12.00	23.6	-	2.81	53.00	4.02	53.00	On previous days bright warm weather.
1.00	23.3	15.13 15.14	2.09 1.78	39.00 33.00	3.00 2.55	36.00	Water falling - 11.15 p.m. slow ebb flow. Amphipods, <i>Mysis</i> , megalopae attracted by the light of the electric torch.
2.00	22.7	15.28 15.30 15.30	0.77 0.59	14.00 11.00	1.12 0.85	13.00	Ulva and Zostera above the water. Ulva around the boat covered with <i>Carcinides</i> (juv.) and Amphipods (lack of O ₂ ²). 12.30 p.m. strong ebb flow, a great number of small crabs on vegetation at the surface. Shrimps and <i>Gobius</i> coming to the surface. Amphipods less than before ¹).
3.00	21.9	15.83 15.83	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00	Many dry spots - H ₂ S stench. ²)
4.00	21.00	15.86 15.89	0.00	0.00	0.00	0.00	A great many Apmhipods and <i>Carcinides</i> on the surface of the water between the Ulva. 2.30 a.m. - ebb flow rather strong.
5.00	20.2	15.87 15.87	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00	3.30 a.m. - ebb flow - no H ₂ S can be indicated.
6.00	19.9	15.91 15.92	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00 0.00	0.00	
7.00	19.5	15.92 15.93	0.15 0.19	3.00 3.00	0.22 0.28	3.00	Still ebb flow - taken O ₂ sample in rippling water.

¹ One shrimp went down every time and then came to the surface quickly, giving the impression that its behaviour might be due to lack of oxygen.

² I could point out no H₂S.

TABLE II. (continued)

Series of oxygen-observations made on August 19/20, 1932, during the night.

Hour	Temp.	Cl °/∞	O ₂ cm ³ /l	O ₂ % sat.	O ₂ mg/l	Avrt. % sat.	Remarks
5.30 a.m.	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	Taken O ₂ sample in quiet water between <i>Zostera marina</i> .
6 a.m.	19.2	15.90	0.00	0.00	0.00	0.00	Quite light now - H ₂ S can be pointed out in the water. - 6.30 a.m. margin of the ebb water near the boat.
		15.90	0.00	0.00	0.00	0.00	
7 a.m.	21.1	14.93	1.91	34.00	2.74	34.00	7 a.m. - boat afloat again. 7.15 a.m. - no H ₂ S can be pointed out.
		14.92	1.90	34.00	2.72		
8 a.m.	21.1	14.91	2.06	37.00	2.95	43.00	
		14.91	2.64	48.00	3.78		

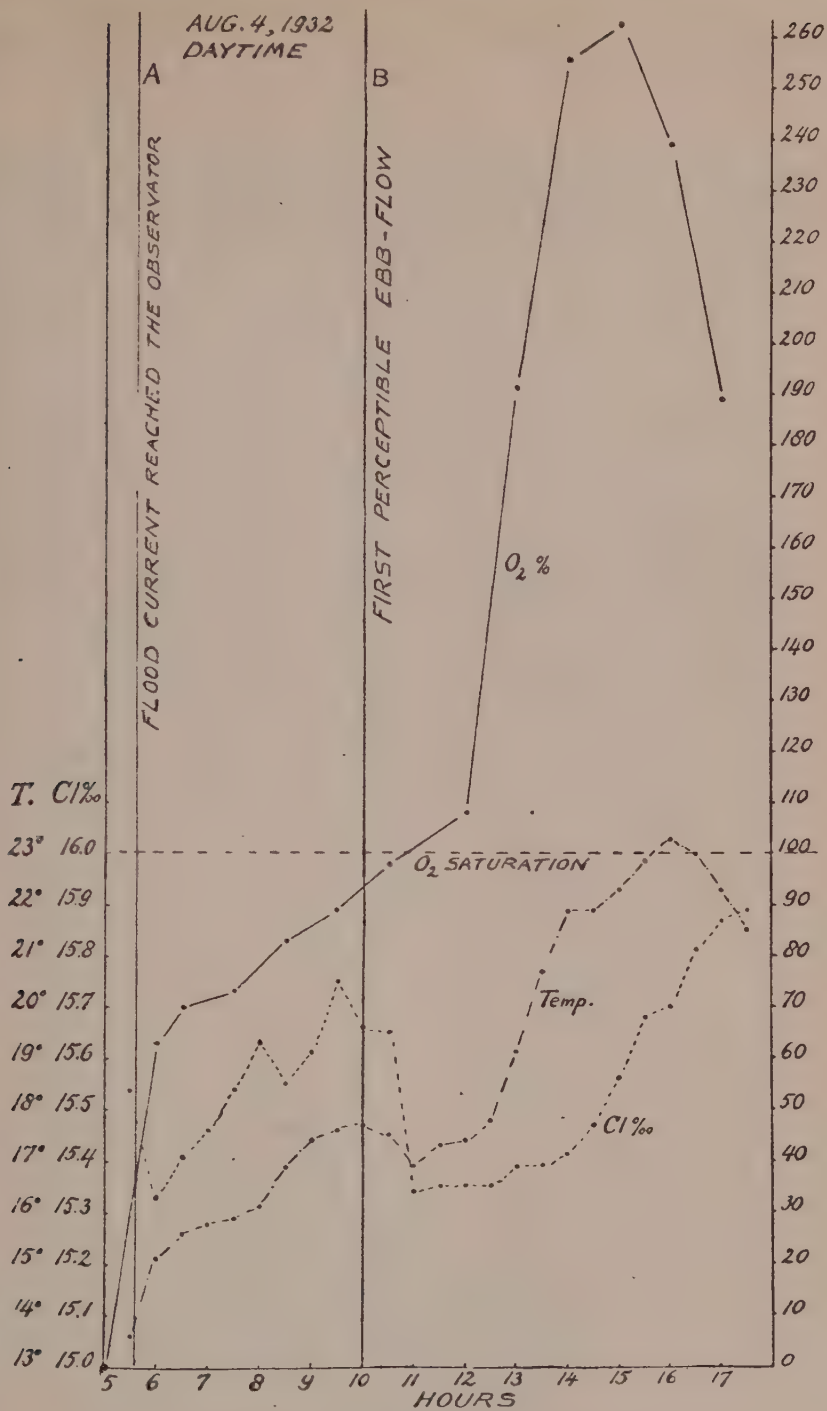


Fig. 1.

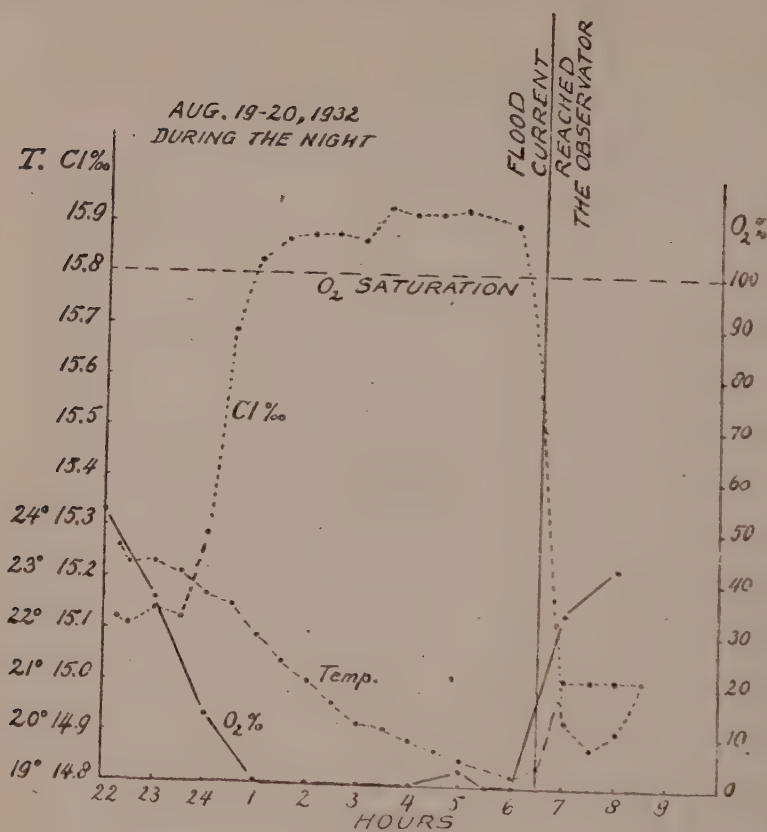


Fig. 2.

ÜBER DIE LICHTEMPFFINDLICHKEIT DER AMBULAKRALFÜSSCHEN DES SEESTERNS (*ASTERIAS RUBENS*)

VON

P. B. VAN WEEL, Utrecht.

Während ursprünglich die Augenflecken an den Armspitzen der Seesterne als deren einzigen Lichtsinnesorgane gegolten hatten, haben verschiedene Autoren gezeigt, dass auch die Haut dieser Tiere lichtempfindlich ist. PLESSNER hat gefunden, dass die Haut nur für verschiedene Intensitäten von Licht empfindlich ist, wenn die Lichtquelle sich in einiger Nähe des Tieres befindet. Die Richtung des einfallenden Lichtes nimmt die Haut nicht wahr. Ein Versuch mit zwei Lichtquellen von verschiedener Stärke zeigte, dass Haut und Augenflecken zusammenarbeiten um die Orientierung gegen Licht zu gewährleisten. Die Augenflecken geben die Richtung der Reaktion zum Lichte an, während durch die Haut perzipierten Reize bewirken, dass das Tier eine Stelle mit optimaler Lichtintensität aufsucht. Dieses Verhalten wurde nicht weiter analysiert, Einzelreaktionen, z.B. der Füßchen auf Licht, wurden nicht festgestellt. WOLF hat die Reaktion der Ambulakralfüßchen auf Beleuchtung mit einem Lichtbündel untersucht im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über den Umdrehreflex von *Astropecten*. Er fand Retraktion der Füßchen wenn man ein Lichtbündel (Lichtstärke?) auf sie wirft.

Diese Literaturangaben genügen um die Notwendigkeit weiterer Analyse der Lichtreaktion der Füßchen durch den Hautlichtsinn erscheinen zu lassen. Zu diesem Zwecke begann ich die vorliegende Arbeit in der Zoologischen Station der Nederlandse Dierkundige Vereeniging in den Helder, und vollendete sie in Bergen op Zoom. Dem damaligen Direktor des Institutes in den Helder, Herrn dr. N. J. TEN CATE HOEDEMAEKER, bin ich für seine lebenswürdige Hilfe, die er mir immer zu teil werden liess, zu grossem Danke verpflichtet.

METHODISCHES.

Für die Versuche wurden Exemplare von *Asterias rubens* L. von etwa 5–7 cm Durchmesser verwendet. Sie kamen 24 Stunden vor Anfang der Versuche in eine Petrischale von 30 cm Durchmesser. Dies geschah so früh, weil ich oft fand, dass die Tiere unmittelbar nach Übertragung in ein neues Milieu anders reagieren, als nach Anpassung. Das Seewasser war filtriert, um das Tier, und damit seine Bewegungen, im Dunkeln (nur eine rote Photolampe beleuchtete während der Versuche das Dunkelmzimmer) besser sehen zu können. Eine Nachwirkung des Lichtes auf die Empfindlichkeit konnte nicht nachgewiesen werden, so dass eine Verdunklung von einigen Stunden nicht unbedingt notwendig war. Vorsichtshalber brachte ich jedoch das Versuchstier jedesmal 2 Stunden vor jedem Versuch in das Dunkelmzimmer.

Als Lichtquelle benutzte ich eine Reichert-Mikroskoplampe. Mittels einiger Linsen konzentrierte ich das Licht auf ein Lichtbündel von etwa 1,5–2 mm Dicke. (Es darf als ausgeschlossen gelten, dass das Lichtbündel durch seine Wärme wirkt. Erstens aber arbeitete ich mit einer schwachen Lichtquelle, zweitens ging das Lichtbündel immer durch eine Wasserschicht, und drittens traten die weiter unten beschriebenen Reaktionen so schnell nach Beleuchtung auf, dass in der Zeit eine nennenswerte Umsetzung von Licht in Wärme nicht hätte stattfinden können). Die Intensität des Lichtes wurde durch matte Glasscheiben vor der Lampe reguliert. Mit der mir zur Verfügung stehenden Apparatur war es mir leider nicht möglich die Lichtstärke exakt zu bestimmen. Ich konnte nur arbeiten mit drei Lichtintensitäten, nämlich sehr hell (Intensität I), mittel hell (Intensität II) und schwach (Intensität III).

Die Augenflecken konnten bequem mittels einer Lanzette extirpiert werden, ohne das Tier merklich zu schädigen. Nur wurde dafür gesorgt, dass die Terminaltentakeln (bekanntlich die chemischen Sinnesorgane) unverletzt blieben.

HISTOLOGISCHES.

Zu den Versuchen eigneten sich vor allem die Ambulakralfüßchen, denn sie stellen infolge ihrer Beweglichkeit einen guten Indikator für positive oder negative Ausschläge dar. Dazu

kommt, dass ihr histologische Bau im Wesen derselbe ist als der der Haut, denn auch hier hat man eine dünne Hautschicht, durchzogen von einem diffusen Nervennetz. Besonders am freien Ende ist dieses Netz kräftig entwickelt (siehe Fig. 2). Zwischen den Hautzellen liegen die Nervenzellen, deren freien Enden bis an die Kutikula reichen.

Basal endigen sie in Ausläufern, die das Nervennetz bilden. Diese Zellen sind als Sinneszellen zu betrachten. Hier und da

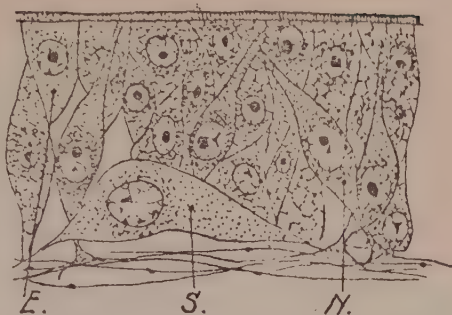


Fig. 1. Schnitt durch die Haut eines Ambulakralfüsschens. E., Epidermiszelle; N., Sinneszelle; S., Schaltneuron. Vergr. 700x.

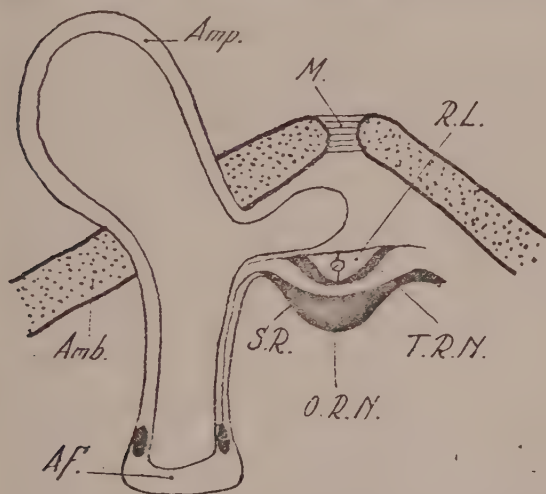


Fig. 2. Schematischer Querschnitt der Ambulakralgrube. Amp., Ampulle; M., Muskel; Amb., Ambulakrale; Af., Ambulakralfüsschen; O.R.N., Oberflächlich liegende Nervus radialis; T.R.N., Tief liegende Nervus radialis; R.L. Radiallaktune; S.R. Sinus radialis.

liegen zwischen den Sinneszellen noch einige Nervenzellen, die die Kutikula der Haut niemals erreichen. Welche Funktion diese Zellen haben, ist mir unbekannt, vielleicht sind sie mit den Schaltneuronen der Wirbeltiere zu vergleichen (siehe Fig. 1). Diese sensibelen Nervenzellen

senden ihre Ausläufer nach dem oberflächlich liegenden radialen Nerven, die motorischen Zellen enden im tief-liegenden radialen Nerven (siehe Fig. 2).

Die Lichtsinnesorgane von *Asterias* sind differenziert zu Becher-

ozellen, das heisst, die lichtempfindlichen Zellen sind becherförmig angeordnet (siehe W. PFEFFER), und Dank dem roten Pigmente heben sich die bekannten Augenflecken sehr deutlich von der Haut ab.

PHYSIOLOGISCHES.

Die Anordnung der Nervensinneszellen in der Haut lässt vermuten, dass die Haut, d.h. im vorliegenden Falle die Ambulakralfüsschen, lichtempfindlich ist. Es ist wie gesagt sehr gut möglich, dass sie auch chemische Reize wahrnehmen können. Einige vorläufige Versuche, bei denen den Tieren auch noch die Terminaltentakel extirpiert wurden, wiesen hierauf hin. Leider hatte ich keine Zeit hierüber weitere Versuche an zu stellen.

A. Ein Exemplar von 5 cm Durchmesser blieb zwei Stunden lang im Dunkeln (nur die rote Lampe brannte). Dann liess ich ein Lichtbündel der Intensität III neben das Tier ins Wasser fallen. Augenblicklich streckten sich die Ambulakralfüsschen in der Nähe der erleuchteten Stelle nach dem Lichte hin, langsam wurde der Arm dorthin gebogen und das Tier kroch jetzt auf das Licht zu. Die Terminaltentakeln und die Füsschen des vorderen Armes waren nach dem Lichte gestreckt. (Diese Beobachtung macht es wahrscheinlich, dass die Terminaltentakeln, die bisher nur als Chemorezeptoren aufgefasst wurden, ebenfalls lichtempfindlich sind. Es bleibt natürlich die Möglichkeit offen, dass dieses Vorstrecken ein Reflex ist, wobei sich das Tier also gleichzeitig in der Richtung des Reizes chemisch zu orientieren versucht. Diese Frage habe ich jedoch nicht lösen können). Erreichte der vorderste Arm die beleuchtete Stelle, dann kroch das Tier langsam weiter, und zwar so, dass das Lichtbündel die Seite des Armes stets beleuchtete. Die Ambulakralfüsschen kamen so eins nach dem anderen in das Licht. War das Tier so weit gekrochen, dass die beleuchtete Stelle den Winkel zwischen zwei Armen erreichte, dann konnte zweierlei geschehen: entweder kroch das Tier zurück, „das Licht durchwanderte sozusagen dieselbe Strecke noch einmal und konnte dann an der anderen Seite derselben entlang gleiten“, oder das Tier drehte sich ein wenig und wanderte dann zurück. Dann tastete der zweite Arm die beleuchtete Stelle ab. Dies geschah am häufigsten. Die Wanderungsrichtung änderte sich so ständig, ja, unter Umständen drehte sich das Tier im Ganzen um 360° (zweimal beobachtet). Gewöhnlich aber kroch das Tier, nach-

dem zwei oder drei Arme die beleuchtete Stelle „abgetastet“ hatten, fort. Bei Lichtintensität III sucht das Tier das Licht offenbar auf, war also bei dieser schwachen Intensität positiv phototaktisch.

B. Wurde Intensität II gebraucht, dann waren die Reaktionen des Tieres wesentlich anders. Erreichte die Spitze des Armes die beleuchtete Stelle, dann bog sich der Arm dorso-medial, und zwar so, dass der Lichtstrahl immer die Ambulakralgrube traf. Die Ambulakralfüsschen in der Gegend des Lichtes bogen sich nach dem Lichte hin. Immer weiter krümmte sich der Arm, bis das Licht endlich den Ringnerven erreichte. Jetzt drehte sich das Tier immer weiter, wobei es dafür sorgte, dass das Licht immer den Nerven bestrahlte. Dabei musste es allmählich ganz auf den Rücken zu liegen kommen. Dies geschah tatsächlich auch einmal, und dabei war es merkwürdig zu beobachten, dass die Spitzen der Arme „sich alle Mühe gaben“ das Tier wieder auf zu richten, was aber nicht gelang. Es machte den Eindruck, als ob die Bewegungen der Arme vom Lichtreiz gehemmt wurden, denn bei Erlöschen des Lichtes kehrte sich das Tier ohne weiteres um. Leider beobachtete ich dies Verhalten nur einmal, so dass weitere Versuche hierüber nicht angestellt werden konnten.

Gewöhnlich aber führte das Tier eine Bewegung aus, die es ausserhalb des Lichtbereiches brachte. Immer kroch es dann wieder nach dem Lichte. Warum das Tier das Licht immer über seine Ambulakralgrube „wandern“ lässt, ist mir völlig unbekannt. Intensität II hat offenbar eine stärkere positiv-phototaktische Wirkung als Intensität III.

C. Liess man einen Lichtstrahl von Intensität I in die Schale fallen, dann kam der Seestern bis auf etwa 0,5–1 cm vor die beleuchtete Stelle, die Ambulakralfüsschen und die Terminaltentakeln wurden nach dem Lichte hin gestreckt, aber nie kam das Tier mit seinen Füsschen oder der Haut in das Licht. Dieses Verhalten weist offenbar auf ein Lichtoptimum hin, das dort überschritten war. Um dies näher untersuchen zu können, wurde ein Lichtstrahl der Intensität II in das Wasser geworfen. Hierauf antwortete das Tier mit der schon beschriebenen Reaktion. Befand sich der Lichtstrahl nun in der Ambulakralgrube, dann wurde die matte Glasscheibe plötzlich weggenommen und so Intensität I eingeschaltet. Einen Augenblick (etwa 2–5 Sekunden lange) bewegte der Seestern sich nicht, die Ambulakralfüsschen,

die gerade vom Lichte getroffen wurden, krümmten sich vom Lichte weg, diejenige, die etwa 0,5 cm von der Mitte des Lichtflecks entfernt waren, blieben unbeweglich (ausgenommen ein leichtes hin und her schwanken) aufrecht stehen, die dahinter liegenden Füsschen bogen sich nach dem Lichte zu. So bildeten die Ambulakralfüsschen gewissermassen einen Krater. Der Seestern wanderte dann bald von dem Lichte fort, blieb aber in 0,5–1 cm Abstand von der beleuchteten Stelle ruhig liegen. Manche Exemplare gingen gelegentlich über diese Linie hinaus, kehrten aber bald wieder dorthin zurück. Das Entstehen der Krater zeigt uns, dass die Ambulakralfüsschen auf verschiedene Lichtintensitäten verschieden reagieren. Die sich vom Lichte wegkrümmenden Füsschen haben wahrscheinlich zu viel Licht bekommen und werden daher negativ-phototropisch. Die aufrecht stehende Füsschen liegen offenbar im Lichtoptimum, denn bei ihnen tritt weder eine positive, noch eine negative Reaktion ein.

Das Bestehen eines Minimums geht aus den folgenden Versuchen hervor. In einer Ecke eines Gefässes von $30 \times 20 \times 10$ cm wurde ein Seestern gelegt. In die schräg gegenüber liegende Ecke liess ich einen Strahl der Intensität III fallen. Das Tier wanderte ohne bestimmte Richtung durch das Gefäss, bis es etwa 10–15 cm vom Lichte entfernt war. Dann bewegte es sich in gerader Linie auf das Licht zu. Mit Intensität II betrug die Entfernung 15–20 cm, bei Intensität I ging das Tier sofort auf das Licht zu. Da mir keine grösseren Gefässe zur Verfügung standen, konnte ich den Abstand, in dem Intensität I noch richtend auf die Bewegung des Seesterns einwirkt, nicht genau bestimmen. Ich vermute jedoch, dass er 35–40 cm nicht übersteigen wird. (Diese Versuche wurden auch mit normalen Tieren angestellt. Die Tiere wanderten augenblicklich auf das Licht zu; die Becherzellen sind also wahrscheinlich infolge ihres Baues für das Licht viel empfindlicher).

Ob das Minimum konstant ist, lässt sich mit diesen Versuchen nicht entscheiden, doch ist dies wahrscheinlich der Fall. Um dies entgültig entscheiden zu können, müssen aber exaktere Versuche angestellt werden. Die Bedeutung der Lichtempfindlichkeit der Haut ergibt sich aus der Biologie der Tiere. *Asterias* kann, abgesehen von seinem chemischen und seinem Tastsinn, nur dunkle Stellen von hellen unterscheiden. Fällt ein Schatten auf den Seestern, dann beginnt er sich zu bewegen und versucht,

sich zu verstecken. Dies ist auch der Fall, wenn der Schatten nicht eine der Becherzellen bedeckt, doch ist die Reaktion dann wesentlich weniger stark. Fast immer bewegt das Tier sich dann so, dass eine der Becherzellen im Schatten liegt. Bleibt der Schatten unbeweglich, dann bleibt auch der Seestern auf der Stelle. Bewegt sich jedoch der Schatten, dann flüchtet das Tier. Vielleicht gibt die Haut einigermaßen ein Warnungszeichen, wenn die Becherzellen nicht gereizt werden können.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Ambulakralfüßchen und wahrscheinlich auch die Terminaltentakel von *Asterias rubens* sind lichtempfindlich.
2. Es gibt ein Lichtminimum, ein Optimum und ein Maximum. (Vielleicht ist das Licht imstande eine gewisse Hemmung einzuschalten).
3. Auch die Haut ist lichtempfindlich.
4. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Haut den Organismus bei drohender Gefahr, d.h. wenn plötzlich ein beweglicher Schatten auf die Haut fällt, „warnen“ kann.

Schliesslich möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. JORDAN für seine Kritik, und meinem Freund, Herrn H. HIRSCH, für seine Verbesserung des Manuskriptes herzlichst danken.

LITERATUR.

- BECHER, S., 1913. Stachelhäuter (Handw.buch der Nat. wiss., Bd. 9).
- CHADWICK, H. C., 1923. *Asterias* (L. M. B. C. Memoirs, XXV. Liverpool).
- COWLES, R. P., 1901. The movement of the starfish *Echinaster* towards the light. Zool. Anz., Bd. 35.
- HERTWIG, R., 1922. Lehrbuch der Zoologie.
- VAN DER HORST, C. J., 1928. Echinodermata, in: IHLE, J. E. W. und NIERSTRASZ, H. F.: Leerboek der bijzondere Dierkunde.
- JUST, G., 1927. Untersuchungen über Ortsbewegungsreaktionen: I. Das Wesen der phototaktischen Reaktionen von *Asterias rubens*. Z. vergl. Physiol., Bd. 5.
- PFEFFER, W., 1909. Die Sehorgane der Seesterne. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14.
- PLESSNER, H., 1913. Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. I. Mitteilung: der Lichtsinn. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 33.
- v. UENKULL, J. und KRISZAT, G., 1934: Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen.
- WOLF, E., 1925. Physiologische Untersuchungen über das Umdrehen der Seesterne und Schlangensterne. Z. vergl. Physiol., Bd. 3.

DER EINFLUSS VON *AGENIASPIS* SP. AUF IHREN
WIRT *PHYLLOCNISTIS CITRELLA* STAINT. UNTER
VERSCHIEDENEN (MIKRO-)KLIMATISCHEN
VERHÄLTNISSEN

VON

Dr. A. D. VOÛTE.

EINLEITUNG.

Schon früher habe ich anzeigen können (VOÛTE, 1932), dass unter bestimmten Umständen die Parasiten des Citrusminierers, namentlich *Ageniaspis* sp. und eine andere ausserdem noch nicht bestimmte Chalcidide (*Cirrospilus* sp.), sich derartig vermehren können, dass der Minierer lokal fast ausgerottet werden kann. Aufgabe vorliegender Arbeit ist diese Umstände näher zu analysieren.

Um die Wirkung der Parasiten verständlich zu machen, ist es notwendig, die Lebensweise und Entwicklung des Falters und seiner Parasiten etwas eingehender zu betrachten. Deshalb werden im ersten Kapitel die wichtigsten Besonderheiten des Minierers, im zweiten die Eigentümlichkeiten der Parasiten betrachtet; erst nachher kann das Verhältnis zwischen Wirt, Parasiten und Klima besprochen werden.

Bevor die Miniererfrage selbst zu betrachten, möchte ich etwas erwähnen über die Weise, in welcher die Citrus-Sä- und Okulationsbeete bearbeitet werden. Dies ist deshalb notwendig, weil bei den Versuchen fast nur die jungen Citruspflanzen dieser Beete gebraucht worden sind, da die Blätter dieser Pflanzen mehr als einheitliches Material zu betrachten sind als diejenigen der grösseren Bäume.

Die Sprösslinge und neu okulierten Pflanzen werden in Beeten gezüchtet. Wenn neue Beete angelegt werden, pflanzt man sofort Schattenbäume dazwischen. Anfangs sind diese noch klein, aber nach einigen Jahren sind sie derart hochgewachsen, dass die

jungen Pflanzen ständig beschattet werden. Jeden Tag werden die Beete einmal mit Wasser bespritzt, was meistens Morgens von 6 bis 7 Uhr geschieht, sodass besonders die gut beschatteten Beete den ganzen Tag hindurch feucht sind. Die neu angelegten, nicht beschatteten Beete trocknen natürlich im Laufe des Tages unter dem Einfluss der Sonnenwärme mehr oder weniger aus. Die von mir benutzten Probebeete waren immer in grösseren Komplexen nebeneinander angelegt, sodass, ausser den Schattenbäumen, zwischen den Beeten keine andren Pflanzen zu finden waren.

Der grössere Teil der Versuche wurde gemacht in Pasar Minggoe (in der Nähe von Batavia). Der Verwalter des Reichs-obstgartens, Herr MAGIELSE, war immer so freundlich in ausgezeichnetster Weise Aufsicht zu halten auf die Versorgung meiner Probebeete, für welche Hilfe ich ihm gerne meinen Dank darbringe.

I. PHYLLOCNISTIS CITRELLA Staint.

Systematik und Morphologie:

Der Citrusminierer gehört zu der Familie der Tineiden. Da der Falter früher schon aus Java determiniert worden war, wurde es als unnötig betrachtet ihn nochmals einem Spezialisten zuzusenden.

Die Eier sind kleine, durchsichtige, glänzende Bläscheh, mit einem Durchmesser von ungefähr 1 mm, in denen unter dem Mikroskop Embryo und Dotter sehr deutlich zu sehen sind.

Die Raupen werden bis 3 mm lang, sind durchsichtig und von einer grüngelben Farbe. Sie haben im Allgemeinen den Habitus, wie ihn HERING (1926) für die *Phyllocnistis*-Raupe beschreibt.

Die Puppen sind fast 2 mm lang, braun gefärbt.

DAMMERMAN (1929) gibt eine gute Abbildung der Imago. Übrigens sind die Tiere so bekannt und schon so oft beschrieben worden, dass eine genaue Beschreibung der verschiedenen Stadien unnötig ist.

Geographische Verbreitung:

Auch ausserhalb Niederl. Indien hat der Citrusminierer eine grosse Verbreitung. Er ist bekannt aus India (PILLAY, 1921), mit Punjab (CHOPRA, 1926), Burma (GOSH, 1923) und Bengalen (HECTOR, 1924), aus Ceylon (RUTHERFORD, 1914), den Philipi-

nen (REYNKING und GROFF, 1922), Nord Australien (HILL, 1919), aus Japan, China, Formosa, Siam und Süd Afrika (CLAUSEN, 1921). Vielleicht wird er auch in den Vereinigten Staaten von Nord Amerika vorgefunden. NEEDHAM, FROST und TOTHILL (1928) erwähnen jedenfalls eine *P. citronella*, die dort dann und wann gefunden wird und in Indien jungen Citruspflanzen sehr schädlich ist. Ausserhalb Amerika findet in allen obengenannten Gebieten öfters eine Massenvermehrung dieser Tiere statt. In wie fern ihr Auftreten vom Klima abhängig ist, wird meistens nicht beschrieben.

Entwicklung:

Die Eier werden während die Nacht sowohl auf die obere wie auch auf die untere Seite der sehr jungen Blätter und ausserdem zuweilen auch auf andere grüne Pflanzenteile einzeln abgesetzt. Da sie nicht geschützt sind, sind sie natürlich stark abhängig von den klimatologischen Einflüssen.

Die Raupen leben in ihren epidermalen Minen und sind ebenso wie die Puppen ein wenig mehr geschützt als die Eier, nämlich von dem oberen Zellwand und Kutikula der Epidermiszellen; unabhängig von der Temperatur sind auch sie nicht. Genaue Laboratoriumbeobachtungen wurden nicht gemacht, sodass die Änderungen der Entwicklungsgeschwindigkeit unter Einfluss von Temperatur und Luftfeuchtigkeit nicht genau angegeben werden können. Die Raupen machen eine stark gewundene Mine in der Epidermis. Bei der vorletzten Häutung befinden sie sich am Blattrand. Im letzten Stadium fressen sie nicht mehr und spinnen in den von ihnen umgebogenen Blattrand den Kokon. Die Raupen verhalten sich also genau so, wie HERING es für die anderen *Phyllocnistis*-Raupen angibt.

In der Umgebung von Buitenzorg ist die Dauer von Ei-, Raupen- und Puppenstadium bzw. 4, 6 und 5 Tage. In der Umgebung von dem kühleren Ort Sindanglaja (1000 m ü. M.) entwickeln die Raupen sich bedeutend langsamer. Genaue Daten wurden dort nicht gesammelt; die langsamere Entwicklungsgeschwindigkeit wurde aus folgender Tatsache konkludiert. Obwohl auch hier die Eier auf die sehr jungen Blätter abgesetzt werden, leben die jungen Raupen in weiter ausgewachsenen, also älteren Blättern als in der Umgebung von Buitenzorg. Die Dauer des Eistadiums muss also länger sein. Was die älteren Raupen betrifft, kann dasselbe gesagt werden.

Auch weisen die grösseren Kotmengen, welche in Sindanglaja produziert werden, hin auf das Angreifen älterer Blätter, welche mehr unverdauliche Bestandteile haben als die jüngeren.

Im subtropischen und deshalb kühleren Japan sind nach CLAUSEN (1921) die Entwicklungsdaten 9, 20 und 9 Tage; also bedeutend länger als in der Umgebung von Buitenzorg.

Aufenthalt und Futter:

Die Eier befinden sich auf, die Raupen in der Epidermis der Blätter, zuweilen auch der Zweige und Früchte der verschiedenen Citrusarten und Varietäten und einigen andren Rutaceen. REYNKING und GROFF (1922) haben die Falter auch aus *Loranthus* gezüchtet. In Java jedoch werden auf *Loranthus* keine Eier abgesetzt. Zwar wird hier der *Loranthus* von einer andren, von HERING (1935) als *Phyllocnistis voulei* beschriebenen Art geschadet; diese letztere lebt aber niemals in Citrusblättern und ist auch künstlich nicht in Blättern dieser Art zu züchten.

Die Falter können sich schnell und weit verbreiten, sodass man in den Gegenden, wo *Phyllocnistis* häufig ist, nur sehr selten Citrus-Bestände findet, in welchen die Raupen fehlen.

Die Falter selbst findet man Tagsüber überall auf den jungen Citruspflanzen und auf allerhand Gegenständen in der Umgebung, zuweilen auch auf dem Boden. Da auch in den älteren Bäumen überall, wo junge Blätter sind, *Phyllocnistis*-Raupen leben, werden die Falter auch immer in der Umgebung dieser Blätter vorzufinden sein.

Epidemiologie:

Da die Eier nur sehr wenig gegen äussere Einflüsse geschützt und die Raupen und Puppen nur von der dünnen Kutikula von der Aussenwelt abgeschlossen sind, ist es klar, dass das massale Auftreten der Tiere in hohem Masse vom Klima abhängig ist. Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit vom Klima abhängig ist, wurde schon angezeigt. Dass eine geringere Entwicklungsgeschwindigkeit nicht so bald eine Massenvermehrung verursacht als eine grosse, ist ohne mehr klar. Nur aus diesem Grunde muss daher in einer kühleren Umgebung, z.B. im Gebirge, das massale Auftreten der Tiere weniger erwartet werden, als in der heissen Ebene von Batavia.

Einige Feldbeobachtungen haben gezeigt, dass nicht nur die Entwicklungsgeschwindigkeit, sondern auch die Mortalität vom

Klima beeinflusst wird. So wurden in der Umgebung von Buitenzorg nach sehr feuchten Tagen oft in den Minen viele toten Raupen gefunden. Dieselbe Beobachtung wurde auch in Sindanglaja gemacht. Genaue Laboratoriumversuche nach dem Einfluss der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Mortalität der verschiedenen Stadien wurden aber nicht gemacht.

Ausser vom Klima ist das massale Auftreten der Tiere natürlich auch abhängig von der Zahl der jungen Blätter, also vom Futter der Raupen. Weil aber während des ganzen Jahres überall einige jungen Blätter anwesend sind und die Entwicklung sehr schnell stattfindet, treten die Falter, wenn die klimatischen Umstände günstig sind, sehr bald wieder massenhaft auf, wenn nach einer Periode, in welcher die Bäume wenig junge Blätter getragen haben, diese von Neuem ausschlagen. Die Bedeutung der Zahl der jungen Blätter ist deshalb nicht zu gross.

Ausserhalb obengenannten Umstandes ist die Parasitierung von grosser Bedeutung für das Auftreten der Falter. Hierauf wird im letzten Kapitel zurückgewiesen.

II. DIE PARASITEN.

Überall, wo *Phyllocnistis* lebt, gibt es auch eine grosse Menge von Parasiten. Von den vielen Parasitenarten hatten in der Umgebung von Buitenzorg nur vier einige Bedeutung für den Wirt und von diesen 4 Arten war eine, oder waren vielleicht zwei, derartig wichtig, dass sie eingehend näher betrachtet werden müssen.

Die 4 Parasiten wurden zum Museum in Washington geschickt, wo 3 vorläufig bestimmt wurden als *Ageniaspis* n. sp., *Cirrospilus* n. sp. und *Microbracon* n. sp., während der vierte wahrscheinlich zu einem neuen Genus gehört. Diese letzte Art lebt als Larve ektoparasitisch vom letzten Raupenstadium wenn die Raupe den Blattrand schon umgefaltet hat. Die andren drei Arten sind als entoparasitische Raupenparasiten zu betrachten.

Der wichtigste Parasit ist *Ageniaspis* sp.

Die geographische Verbreitung dieser Art ist nicht bekannt. In Java wurde sie häufig gefunden in der Umgebung von Batavia, Buitenzorg und Sindanglaja, also in West Java. In der Umgebung von Malang wurden viele Minierraupen untersucht, niemals fand ich aber eine *Ageniaspis*. Die klimatischen Verhältnisse in Malang (Ost Java) und West Java sind grundverschieden.

Während in Ost Java ein sehr trockner Ost Monsun monatelang anhält, in welcher Zeit die Luftfeuchtigkeit gering ist und kein Regen fällt, ist West Java das ganze Jahr hindurch mehr oder weniger feucht. Der Unterschied zwischen Regen- und Trockenzeit ist hier viel geringer als in Ost Java.

Die Eier werden von den Weibchen in die jungen Raupen gelegt. Meistens entwickeln sich 3 Larven in einer Raupe. Nach einigen Tagen kann man unter dem Mikroskop sehen, wie die Larven in der Raupe herumkriechen. Wenn die Raupe in ihr letztes Stadium eingetreten ist und den Blattrand umgesponnen hat, um in dieser Rinne zu verpuppen, wird sie von den Parasitenlarven völlig ausgefressen, so, dass nur ihre durchsichtige Haut übrig bleibt. In dieser Raupenhaut machen dann die Larven ihren Kokon. Ein Kokon dieses Parasiten sieht genau so aus wie ein sehr kleines Fliegentönnchen. Da sich meistens drei, zuweilen aber auch mehrere Larven in einer Raupe entwickeln, findet man die Puppen immer in einer kleinen Kette vereint.

Die Entwicklungsdauer des Ei- und Larvenstadiums ist kurz. Zusammen dauert sie nicht länger als 4 bis 5 Tage. Zu betrachten ist hierbei, dass die parasitierte Raupe zuweilen die Dauer ihres Raupenstadiums mit einem Tag verlängert. Die Parasitenpuppen entwickeln sich in ungefähr 16 Tagen.

Sofort nach dem Ausschlüpfen fangen die Weibchen an neue Raupen zu infizieren.

Im Laboratorium legen die Weibchen ihre Eier in Raupen jeder Grösse ab. In der freien Natur werden vermutlich nur die jungen Raupen infiziert.

Wenn im Laboratorium die Wespe eine Raupe in einer Mine gefunden hat, legt sie durch die Minenwand ihre Eier in die Raupe ab. Die Raupe versucht wohl davonzukriechen, was aber zu langsam geschieht um Erfolg zu haben. Zuweilen steckt die Wespe ihr Legerohr auch in Teile der Mine, wo die Raupe sich nicht befindet. Ob in diesen Fällen Eier abgelegt werden, konnte bis jetzt nicht festgestellt werden.

Wenn sie eine Raupe infiziert hat, sucht die Wespe das ganze Blatt sehr genau ab und infiziert auch alle anderen Raupen, welche sich in demselben Blatt befinden. Wenn keine anderen Raupen mehr da sind, werden die Blätter in der Umgebung nachgesucht. Dass dies auch in der Natur geschieht, geht daraus hervor, dass, wenn man in einem Blatt eine parasitierte Raupe

findet, fast immer auch die anderen Raupen, welche ihre Mienen in demselben Blatt haben, parasitiert sind.

Die Wespe erkennt die Raupe nur als Beute, wenn sie sich in ihrer Mine befindet. Holt man die Raupe aus der Mine hervor, so wird sie von den Wespen nicht beachtet.

Zuweilen werden auch die Raupen, welche in ihren Minen sind, nicht von den Wespen angegriffen. Hierbei wurde beobachtet, dass wenn in einem Blatt sich eine Raupe befand, welche nicht von den Wespen bemerkt wurde, die Wespen auch die anderen Raupen, welche sich in demselben Blatt befanden, nicht als Beute betrachteten und auch nicht die Raupen, welche in Blättern desselben Astes anwesend waren. Da aus den vorigen Beobachtungen hervorgeht, dass die Wespen nur die Kombination Blatt-Mine-Raupe als Beute erkennen, darf hieraus konkludiert werden, dass von dieser Kombination das Blatt einen derartigen Einfluss ausübt, dass die in der Blattmine lebende Raupe nicht als Beutetier anerkannt werden kann.

Schliesslich muss bei diesen Parasiten noch die geringe Fähigkeit sich aktiv zu verbreiten, erwähnt werden. So wurde beobachtet, dass in Pasar Minggoe ein sehr junger, neu okulierter Citrus-Garten fast in demselben Augenblick wo die Pflanzen zum ersten Mal junge Blätter geformt hatten, von *Phyllocnistis* infiziert worden war. *Ageniaspis* war erst nur da zu finden, wo am Rande des Gartens ältere Citrusbäume standen. Erst nach mehreren Wochen hatten auch die Parasiten sich über den ganzen Garten verbreitet. Während die Bäume weit auseinander gepflanzt worden waren, war das Auftreten der Parasiten in den verschiedenen Pflanzen sehr unregelmässig, was nur erklärt werden kann aus dem geringen Verbreitungsvermögen der Wespen.

III. UMSTÄNDE UNTER WELCHEN AGENIASPIS IM STANDE IST SICH MASSENHAFT ZU VERMEHREN.

Wenn man in der Umgebung von Buitenzorg die Raupen auf ihre Parasitierung durch *Ageniaspis* untersucht, fällt es sofort auf, dass die Parasitierung sehr unregelmässig ist. Zuweilen treten die Parasiten an einer Stelle in grossen Zahlen auf, während nur 100 m weiter sie vollständig fehlen. Zuweilen ist das natürlich zu erklären aus dem Unterschied in der Fähigkeit zwischen Wirt und Parasiten sich aktiv zu verbreiten. Gibt es

doch im Laufe des Jahres viele Momente wo am Baume sich keine jungen Blätter bilden. Dann gibt es für die Falter keine Stellen wo sie ihre Eier ablegen können, sodass sie bald aus dem Baum verschwinden. Die Parasiten haben dann auch keine Raupen mehr zum Infizieren, sodass auch sie den Baum verlassen müssen. Wenn dann nach einiger Zeit neue junge Blätter geformt werden, sind die Bäume ohne *Phyllocnistis* und ohne *Ageniaspis*. Infolge ihrer grossen Verbreitungsfähigkeit erreicht *Phyllocnistis* den Baum wieder bald; *Ageniaspis* aber braucht längere Zeit dazu.

Hierbei ist zu erwähnen, dass ein derartiges Verhalten auch in anderen Fällen beobachtet worden ist.

So hat LEEFMANS (1928) angedeutet, dass *Degeeria albiceps* Macq. ihrem Wirt *Brachartona catoxantha* Hamps. nicht schnell folgen kann, sodass sie meistens nur in alten *Brachartona*-Kolonien als wichtiger Parasit erscheint. Auch ist, nach SYBRANDI (1925) und HAZELHOFF (1928), *Encarsia flavoscutellum* Zehnt. nicht imstande ihrem Wirt *Oregma lanigera* Zehnt. schnell zu folgen. Hat *Encarsia* aber den neuen Aufenthaltsort vor *Oregma* erreicht, so ist sie auch imstande ihren Wirt fast völlig auszurotten.

Eine derartige Erklärungsweise ist nur dann von Bedeutung, wenn *Ageniaspis* fehlt. Ist sie anwesend, dann infiziert sie aber in bestimmten Citruskomplexen während längerer Zeit immer weniger % der Raupen als in anderen in der Nähe liegenden Komplexen, so muss eine andere Erklärung gesucht werden, welche vermutlich mit dem Klima zusammenhängt; nicht mit dem Makroklima, denn das ist in diesen Fällen genau dasselbe, sondern mit dem Mikroklima.

Da das Mikroklima in den Citruskomplexen in der Umgebung von Buitenzorg sehr schwer zu studieren ist – die Citrusbäume sind hier in den Dörfern um die Häuser gepflanzt – wurde nach anderen Komplexen gesucht, in welchen die mikroklimatischen Bedingungen besser beurteilt werden konnten. Diese Komplexe wurden angetroffen in den Reichsobstprobegarten bei Pasar Minggoe, wo alljährlich grosse Sä- und Okulationsbeete angelegt werden.

Herr MAGIELSE, Verwalter dieses Gartens, hatte schon lange beobachtet, dass nur in den neuen Sä- und Okulationsbeeten der Minierer massenhaft auftreten kann. Wenn die Beete 1 oder 2 Jahre alt sind, verschwindet der Minierer allmählich und schliesslich findet man ihn nur vereinzelt. Eine Inspektion in

den alten und neuen Beeten brachte hervor, dass die wenigen Raupen in den alten Beeten fast alle parasitiert waren, während in den neuen Beeten keine oder fast keine Parasiten vorzufinden waren.

Hierbei muss vorbemerkt werden, dass viele Jahre hindurch dieselben Beete gebraucht werden, in welchen immer wieder neue Citrussamen ausgesät oder neue Pflanzen okuliert werden.

Die neuen und alten Beete wurden genau in derselben Weise, wie ich in der Einleitung beschrieben habe, behandelt. Jeden Morgen wurden sie bewässert, um die Pflanzen so feucht wie möglich zu halten. Der einzige Unterschied war, dass wo die alten Beete im Schatten der Schattenbäume lagen, die jungen Beete von der Sonne beschienen wurden, weil hier die Schattenbäume noch zu klein waren um die Beete genügend gegen die Einwirkung der Sonne zu schützen.

Es ist ohne mehr klar, dass das Mikroklima von den Schattenbäumen gründlich geändert wird. Nicht nur wird von den Bäumen der direkte Einfluss der Sonne eliminiert, sondern auch die Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Windkraft werden stark beeinflusst.

Der mikroklimatische Unterschied ist natürlich am stärksten während der Trockenzeit, da aber *Phyllocnistis* auch während dieser Zeit am häufigsten gefunden wird, wurden sämtliche Beobachtungen in dieser Periode gemacht.

Um nachzugehen ob wirklich der Schatten, mit dem Faktorenkomplex, der von ihm verwandelt wird, so günstige Verhältnisse für die Parasiten hervorbringt, m.a.W., ob wirklich die mikroklimatischen Verhältnisse massgebend für die Parasitierung sind, wurde die Parasitierung der *Phyllocnistis*-Raupen beobachtet auf 28 neu angelegten Säbeeten von denen 8 künstlich beschattet und die anderen nicht beschattet wurden.

Die Versuche wurden gemacht im obengenannten Reichsobstgarten und Herr MAGIELSE war so freundlich die Verpflegung der Beete auf sich zu nehmen.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind schon früher als vorläufige Mitteilung veröffentlicht worden (VOÛTE, 1932). Zur richtigen Beurteilung der Resultate der weiteren Untersuchungen ist es aber notwendig auf diese Ergebnisse nochmals einzugehen. Sie sind graphisch dargestellt in den Figuren 1 und 2. Für jede Beobachtung wurden von beiden Gruppen von Beeten viele Blätter untersucht, wo möglich viele Hunderte. Ende

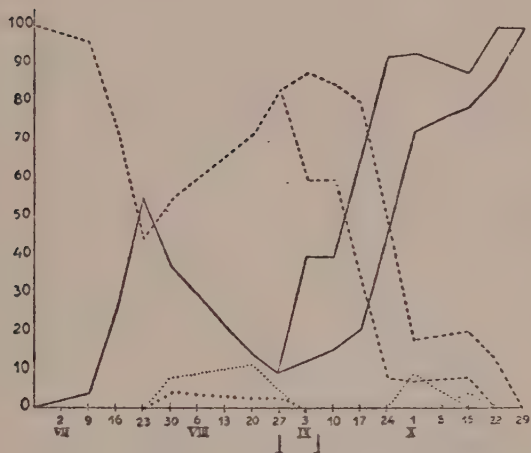
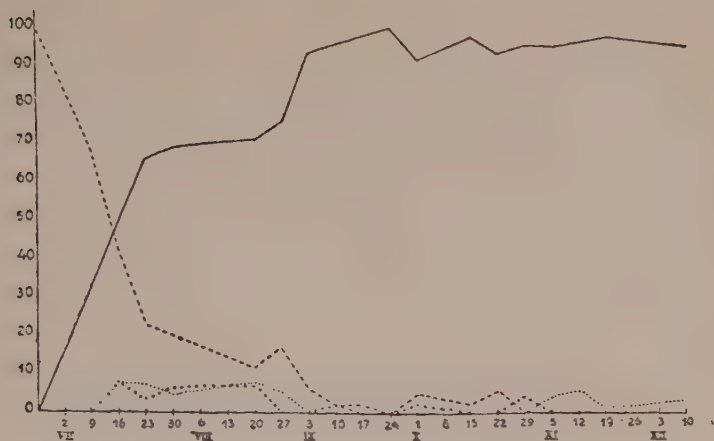


Fig. 1 und 2. Graphische Darstellung der Resultate.

- % der Blattrinnen mit Falterpuppen.
- % der Blattrinnen mit Ageniaspis.
- ++++ % der Blattrinnen mit Cirrospilus.
- % der Blattrinnen mit nicht weiter bestimmten Parasiten.
- 1 1 Momente in welchen die nicht beschatteten Beete beschattet wurden.

August aber wurde die Zahl der jungen Blätter so gering, dass nicht so viele Blätter weggenommen werden konnten, sodass damals für jede Beobachtung nur 50 bis 100 Blätter untersucht wurden. Bei den Versuchen wurden nur diejenigen Minen untersucht, bei welchen die Raupen den Blattrand vor kurzer Zeit umgesponnen hatten um sich in den so entstandenen Rinnen zu verpuppen. Zusammengezählt wurde, in wievielen dieser Rinnen nicht parasitierte Puppen und in wievielen Parasiten zu finden waren. Die vorgefundenen Zahlen wurden, prozentgemäss ausgerechnet, graphisch in den Figuren 1 und 2 dargestellt.

Aus den Figuren, wo nicht nur *Ageniaspis*, sondern auch die anderen Parasiten aufgenommen sind, geht deutlich hervor, dass im Vergleich zu *Ageniaspis* die anderen Parasiten kaum einen Einfluss auf das Auftreten des Wirtes ausüben. Hierbei muss jedoch erwähnt werden, dass bei einem massalen Auftreten von *Ageniaspis* der noch nicht determinierte Ektoparasit verdrängt wird. Wenn der Ektoparasit eine Raupe lähmt, welche schon von *Ageniaspis* infiziert war und ein Ei auf diese Raupe gelegt hat, schlüpfen sofort darauf die *Ageniaspis*-larven, welche nicht von den Ektoparasitenlarven gefressen werden, heraus. Da die Raupe völlig ausgefressen ist, bleibt für diese letzte Larve nichts mehr zu fressen übrig, sodass sie verhungert.

Wenn also fast alle Raupen von *Ageniaspis* parasitiert sind, wird der Ektoparasit lokal völlig verdrängt.

Aus den Figuren ersieht man ausserdem, dass beim Anfang der Beobachtungen noch keine Parasiten da waren. Hierbei muss gedacht werden an die geringe Verbreitungsfähigkeit der Parasiten, welche, da die Säbeete sehr isoliert lagen, die Raupen nicht sofort erreichen konnten.

Aus den beiden graphischen Darstellungen ist zu sehen, dass anfangs sowohl in den beschatteten wie auch in den nicht beschatteten Beeten der Prozentsatz der parasitierten Raupen schnell zunimmt. In den beschatteten Beeten geschieht diese Zunahme aber viel schneller. Bei den nicht beschatteten Beeten dauert diese Zunahme nicht lange und nach zwei Wochen fällt der Prozentsatz wieder, bis am 27. August nur noch $9\frac{1}{2}\%$ der Raupen parasitiert ist. In den beschatteten Beeten steigt die Parasitierung regelmässig weiter, bis am 10. Oktober alle Raupen parasitiert sind. Immer ist hier der Einfluss der anderen Parasiten dem der *Ageniaspis* gegenüber zu vernachlässigen.

Ende August war aus den Beobachtungen wohl deutlich

hervorgegangen, dass das Beschatten die Parasitierung begünstigt. Um sicher zu sein, dass die Steigung der Parasitierung wirklich vom Schatten und nicht von irgendwelchem zufälligen Faktor verursacht wurde, wurde am 28. August die Hälfte und eine Woche später die andere Hälfte der unbeschatteten Beete beschattet. Der Erfolg dieser Massnahme ist deutlich aus der graphischen Darstellung abzulesen: sofort steigt die Parasitierung bis auf 100 %. Hierbei muss erwähnt werden, dass bei diesen letzten Versuchen nur wenig Raupen untersucht werden konnten, da die Pflanzen fast keine jungen Blätter hatten und daher auch sehr wenige Raupen zu finden waren.

Aus den oben erwähnten Versuchen geht deutlich hervor, dass wirklich das Beschatten die Parasitierung begünstigt. Dass aber auch ohne Beschatten eine schnelle Zunahme der Parasitierung hervorgehen kann, ersieht man aus der graphischen Darstellung 2, wo die *Ageniaspis*-Linie erst schnell steigt und später wieder fällt. Aus den klimatologischen Daten (z.B. Bewölkung, Luftfeuchtigkeit, u.s.w.) war dieses Steigen nicht zu erklären; auf eine mögliche Erklärung dieser Tatsache wird später zurückgekommen.

Auch an einer anderen Stelle wurde ersichtlich in welchem Masse die Parasiten vom Schatten abhängig sind. Wie schon erwähnt, verschwinden die Falter fast immer aus den älteren Sä- und Okulationsgärten und sind die wenigen Raupen, welche dort übrigbleiben, immer fast alle parasitiert. Oktober 1931 machte Herr MAGIELSE mich aufmerksam auf ein plötzlich massenhaftes Auftreten der Minierraupen in einem Komplex alter Okulationsbeeten, wo das ganze Jahr hindurch noch keine Miniererschaden angetroffen worden war. Eine genaue Inspektion dieser Beete lehrte mich, dass die Beete nicht länger beschattet waren, da die Bäume ihre Blätter infolge der langen Trockenzeit hatten fallen lassen. Überall waren in den jungen Pflanzen Minierraupen zu finden. Jedoch nur die Hälfte der Raupen war parasitiert. In diesem Garten hatten also das ganze Jahr hindurch die Raupen sich der grossen Parasitierung halber nicht entwickeln können. Wahrscheinlich wurden die Falter nur deswegen nicht ganz in den Beeten ausgerottet, da immer wieder Falter von anderen Stellen aus, wo die Parasiten nicht so massenhaft auftraten, an diesen Stellen einwanderten. Als nun keine Blätter mehr vorzufinden waren an den Schattenbäumen, wurde die Entwicklung der Parasiten gehemmt und konnten die Falter

sich auch in den Beeten selbst wieder entwickeln, weshalb ihre Zahl wieder vergrösserte.

Wie schon erwähnt, wird durch das Beschatten der Beete das Mikroklima stark beeinflusst. So wird die Temperatur in dem Schatten gleichmässiger sein als im Freien. Tagsüber wird die Hitze an beschatteten Stellen und während der Nacht die Abkühlung nicht so gross sein wie an den nicht beschatteten Stellen. Die Luftfeuchtigkeit wird durchschnittlich grösser sein, da die schnelle Verdunstung der Beete gehemmt wird. Ausserdem wird der Einfluss des Windes in den Schattenbeeten mehr oder weniger ausgeschaltet. Weil der Wind vor allem die Verdunstung der Pflanzen beeinflusst, in dem Sinne, dass die Verdunstung grösser wird, je nachdem der Wind kräftiger ist, gehen Einfluss des Windes und der Luftfeuchtigkeit in gewissem Masse parallel. Da vom Einfluss des Windes noch so wenig bekannt ist, möchte ich denselben nicht weiter betrachten.

Schon aus den ersten Feldbeobachtungen konnte festgestellt werden, dass die Parasitierung in starkem Masse von der Feuchtigkeit abhängig ist. Im feuchten West Java kommt der Parasit häufig vor, während er dagegen in Ost Java nicht gefunden wurde, wenigstens in der Umgebung von Malang während der Trockenzeit. Zur weiteren Untersuchung vom Einfluss der Feuchtigkeit wurden in Buitenzorg einige Säbeete angelegt, beschattet, jedoch niemals bewässert. Die Pflanzen wurden schwer von *Phyllocnistis* angegriffen, die Raupen waren aber nur wenig parasitiert (10 bis 15 %). Die Parasitierung verhielt sich ungefähr konstant. Nach einiger Zeit wurden die Beete regelmässig jedem Morgen bewässert und sofort stieg die Parasitierung bis auf 50 %. Leider konnten die Versuche nicht weiter fortgesetzt werden, da an diesem Augenblick die Pflanzen ihren Wachstum eingestellt hatten, sodass fast keine jungen Blätter und auch keine Raupen mehr vorzufinden waren. Jedenfalls ist aus dieser Beobachtung zu konkludieren, dass nicht die Temperatur, sondern die Feuchtigkeit massgebend für die Parasitierung gewesen ist.

Wenn also inmitten der mikroklimatischen Faktoren eine hohe Feuchtigkeit die Parasitierung begünstigt, so bleibt noch die Frage, ob diese Feuchtigkeit die Parasiten direkt oder indirekt beeinflusst.

Obwohl nicht wahrscheinlich, besteht noch immer die Möglichkeit, dass die Raupe bei weniger Luftfeuchtigkeit resistenter

wider die Infektion werden. Auch ist es sehr gut annehmbar, dass die Blätter in einer trocknen Umgebung die Raupen besser schützen als in einer feuchten. Hierbei ist zu betrachten, dass es Blätter gibt, wie oben erwähnt, in welchen die Raupen nicht von den Parasiten bemerkt werden.

Im Laboratorium wurden die Wespen in eine Kalkflasche untergebracht und Blätter mit Raupen hinzugefügt. Diese Raupen wurden von den Parasiten sehr gut infiziert, aus welcher Beobachtung hervorgeht, dass die Eiablage auch in einer extrem trocknen Umgebung nicht völlig gehemmt wird. Wohl starben die Wespen in einer derartigen Umgebung immer nach einem Tag, während sie in einer feuchten Umgebung 4 bis 5 Tage am Leben blieben.

Aus dieser Beobachtung ist natürlich wenig zu konkludieren über das Leben der Tiere im Freiland; für die Beurteilung der Freilandbeobachtungen ist aber wichtig, dass die Tiere an extrem trocknen Stellen noch Eier ablegen können.

Die oben erwähnten 28 Beete, mit welchen die Versuche in Pasar Minggoe gemacht wurden, befanden sich alle in einer Reihe, so, dass die längere Seite eines Beetes an die längere Seite eines anderen Beetes grenzte. Die ersten 8 Beete waren nicht, die folgenden 20 jedoch wohl beschattet. Wenn nun der Schatten einen direkten Einfluss ausüben sollte auf die Parasiten, so könnte man erwarten – besonders weil nicht der Schatten selber, sondern die davon bedingte Feuchtigkeit die Parasitierung begünstigt – dass die Beete, welche an den beschatteten Beeten grenzten, eine höhere Parasitierung vorzeigen würden als diejenigen, welche weiter von den Beschatteten entfernt waren. Wenn aber die Parasiten nur indirekt von dem Schatten beeinflusst werden, z.B. durch eine Änderung der Konstitution der Raupen oder Citruspflanzen, so wäre zu erwarten, dass die Parasitierung in den Beeten, welche an den Beschatteten grenzten, genau so vorgehen würde wie in denjenigen, welche am weitesten von den beschatteten Beeten entfernt waren. Die verschiedenen Beobachtungen lehrten, dass der Übergang des Prozentsatzes der parasitierten Raupen von den beschatteten zu den nächstliegenden nicht beschatteten Beeten sehr plötzlich war und dass die Beete, welche an den beschatteten Teilen des Komplexes grenzten, nicht mehr parasitiert waren als diejenigen, welche weit von diesen Beeten entfernt lagen. Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass die Parasiten

hauptsächlich indirekt von dem geänderten Mikroklima beeinflusst werden.

Da die Raupen in ihren Minen nicht stark von der Luftfeuchtigkeit beeinflusst werden können, ist es klar, dass die Untersuchung von der Änderung der Pflanze unter Einfluss verschiedener klimatologischen Bedingungen die grössten Aussichten darbieten, auf eine Erklärung des Parasitierungsunterschiedes zu kommen. In dieser Richtung wurde denn auch weiter nachgeforscht.

Die Raupen leben in epidermalen Minen, d.h. sie werden nur von der Oberseite der Epidermiszellen (Zellwand und Kutikula) von der Aussenwelt abgeschlossen. Ein dünnere oder dickere Kutikula macht dieses Abschliessen mehr oder weniger intensiv. M.a.W. eine dünne Kutikula schützt die Raupen wenig, eine dicke besser gegen aus der Aussenwelt drohende Gefahr.

Es ist allgemein bekannt, dass die Pflanzen geneigt sind in einer trocknen Umgebung eine dickere Kutikula zu bilden als in einer feuchten. Daher wurde orientierend versucht nachzugehen, ob dies auch bei dem Citrus der Fall ist. Zu diesem Zwecke wurden unter Glas 400 Samen ausgelegt in zwei Säbeeten. Das erste Beet wurde beschattet und regelmässig bewässert, das zweite hingegen wurde von der Sonne beschienen und erhielt gerade nur soviel Wasser, dass die jungen Pflanzen noch am Leben blieben. Dabei wurden Falter in die Beete angebracht, welche bei den jungen Pflanzen schnell eine grosse Miniererinfektion verursachten.

Sobald die Raupen sich verpuppt hatten, wurden die Blätter untersucht. Hieraus stellte sich ein typischer Unterschied dar zwischen den Blättern der beiden Beete: während die Kutikula oberhalb der Minen bei den trocknen Beeten, nachdem die Raupen die Mine verlassen hatten, noch fast immer unverletzt zu finden war, war sie bei dem grössern Teil der feuchten Pflanzen mehr oder weniger zertrümmert. Aus dieser Zertrümmerung geht hervor, dass die Kutikula der Blätter in den feuchten Beeten zarter und eventuell dünner ist als in den trocknen. Leider war ich nicht in der Lage die Kutikuladicke genau zu messen.

Aus dem Zwecke nach zu gehen ob, wenn ein derartiger Unterschied in den klimatologischen Faktoren nicht existiert, auch Unterschied in der Kutikuladicke vorliegt, wurden 200 alte Blätter nicht beschatteter Keimlinge, in welchen früher

Raupen miniert hatten, untersucht. Bei 44 % dieser Blätter waren auf den alten Minen gar keine Überreste der Kutikula vorzufinden; bei 24 % waren noch ganz kleine Überreste ersichtlich und bei 32 % war mehr als die Hälfte der Mine von der Kutikula überzogen.

Hieraus geht hervor, dass auch unter denselben klimatologischen Umständen Unterschied in der Solidität der Kutikula besteht.

Um nachzugehen, ob die Grösse der Parasitierung abhängig ist von der Dicke, bzw. Solidität der Kutikula oder wenigstens mit ihr parallel ist, wurden etwas mehr als 500 Blätter unbeschatteter Okulationsbeete untersucht, in welchen die Minier-raupen sich gerade verpuppt hatten.

Bei der Untersuchung wurden die Blätter zuerst mit der Hand gedehnt. Zuweilen wurde die Kutikula durch diese Manipulation zertrümmert, manchmal aber nicht oder fast nicht beschädigt. Diesen Auskünften gemäss wurden die Blätter in drei Klassen eingeteilt:

1. Diejenigen, bei welchen die ganze Kutikula zertrümmert worden war.

2. Diejenigen, bei welchen die Kutikula nicht beschädigt worden war.

3. Diejenigen, bei welchen die Kutikula zwar einige Beschädigung zeigte, die aber zur Klasse 1 oder 2 jedoch nicht zu rechnen waren. Von allen Blättern wurde notiert, ob in der Verpuppungsrinne am Blattrand eine nicht parasitierte Puppe, *Ageniaspis*-Puppen oder Puppen anderer Parasiten, aufgefunden wurden.

In Klasse 1 wurden angetroffen: 16 Falterpuppen, 118 *Ageniaspis* und 94 andere Parasiten, in Klasse 2: 146 Falterpuppen, 24 *Ageniaspis* und 16 andere Parasiten und in Klasse 3: 44 Falterpuppen, 30 *Ageniaspis* und 21 andere Parasiten. Die anderen Parasiten gehörten fast alle zu der *Cirrospilus* sp.

Diese Beobachtung wurde später wiederholt mit dem folgenden Resultat: Klasse 1: 12 Falterpuppen, 137 *Ageniaspis* und 57 andere Parasiten; Klasse 2: 201 Falterpuppen, 26 *Ageniaspis* und 7 andere Parasiten und Klasse 3: 67 Falterpuppen, 65 *Ageniaspis* und 23 andere Parasiten.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass wirklich eine Korrelation besteht zwischen Grad der Parasitierung und Solidität der Kutikula. Ob es sich hier um eine Abhängigkeit

handelt, ist nicht ohne Weiteres nachzuweisen. Die Möglichkeit besteht natürlich auch, dass sowohl die Parasitierung, wie auch die Kutikuladicke abhängig ist von demselben noch nicht näher bestimmten Faktor. Vielleicht ist mit Hilfe dieser Wissenschaft die plötzliche Steigung der Parasitierungslinie in der graphischen Darstellung 2 zu erklären. Das Steigen der Parasitierung fiel damals zusammen mit einer Periode kräftigsten Wuchses der Citruspflanzen. Es ist nicht unmöglich dass es während einer derartigen Periode Momente gibt, in welchen die Kutikula anfangs dünner bleibt als sonst. Ich habe das aber nicht weiter nachprüfen können und Literatur über diese Angelegenheit steht mir nicht zur Verfügung.

Wenn die Kutikuladicke von der Verdunstung abhängig ist, wird die Korrelation noch von einer andern Feldbeobachtung bekräftigt. Zur selben Zeit wurde die Parasitierung der nicht beschatteten Beete in Pasar Minggoe, Buitenzorg und Sidanglaja untersucht. Sidanglaja (1000 m ü.M.) ist kühl und sehr feucht, sodass die Verdunstung dort gering ist. Buitenzorg (250 m ü.M.) ist wärmer und auch feucht. Die Verdunstung war dort um etwas grösser als in Sidanglaja und Pasar Minggoe (35 m ü.M.) ist trocken und heiss, sodass die Verdunstung dort sehr gross war.

Bei diesen Beobachtungen war die Parasitierung in Pasar Minggoe 15 %, in Buitenzorg etwas mehr als 30 % und in Sidanglaja 40 %. Ausserdem war hier noch 50 % der Raupen parasitiert von *Cirrospilus*. Hierbei muss erwähnt werden, dass *Cirrospilus* sich vermutlich genau so verhält wie *Ageniaspis*. Nur ist *Cirrospilus* ein Tier der feuchten Länder und vielleicht des Gebirges, weshalb er in Sidanglaja in grösserer Menge auftritt, in Buitenzorg noch lokal häufig ist und in Pasar Minggoe nur wenig vorkommt.

Infolge der Laboratoriumbeobachtungen, nach welchen die Wespen ihre Beutetiere in bestimmten Blättern nicht aufsuchen können, wird die Wahrscheinlichkeit gross, dass, wenn die Parasitierung von der Kutikuladicke abhängig ist, diese Abhängigkeit nicht besteht in einem mechanischen Schutz, welchen die dickere Kutikula den Raupen bietet. Vielmehr wird in diesem Fall die Wespe verhindert die Raupe aufzusuchen.

SCHLUSSFOLGERUNGEN.

Der Grad der Parasitierung von *Phyllocnistis citrella* Staint. durch seinen wichtigsten Parasiten, *Ageniaspis* sp., ist stark abhängig

von den mikroklimatischen Umständen. Nur an feuchten beschatteten Stellen können die Parasiten sich massenhaft vermehren.

Der Einfluss des Klimas auf die Parasiten ist hauptsächlich indirekt. Die Feuchtigkeit beeinflusst die Pflanzen und vermutlich die Dicke der Kutikula derart, dass die Raupen, welche in den Blättern minieren, von den Parasiten aufgefunden werden können, was nicht der Fall ist, wenn die Kutikula der Blätter kräftig und dick ist.

Schliesslich muss noch auf eine wichtige Tatsache hingewiesen werden. Bis jetzt sind fast nur die Beziehungen zwischen Wirt und Parasiten untersucht worden.

Aus dieser Untersuchung geht aber deutlich hervor, dass für die Beurteilung der Wichtigkeit eines Parasiten als hemmender Umstand für die Massenvermehrung eines Insektes, die Beziehungen zwischen Parasiten und Futterpflanze seines Wirtes ebenso wichtig sein können als zwischen Parasiten und Wirt selbst. Für die richtige Beurteilung der Epidemiologie der Insekten wird diese Tatsache daher mehr als bis jetzt betrachtet werden müssen.

LITERATUR.

- CHOPRA, R. L., 1926. Annual Report of the entomologist to the Government Punjab, Lyallpur for the year 1925-'26. Rept. Dept. Agr. Punjab 1925-'26.
- CLAUSEN, C. P., 1931. Two Citrus leaf miners of the Far East. U. S. Dept. of Agr. Techn. Bull. Nr. 252.
- DAMMERMAN, K. W., 1929. The agricultural Zoology of the Malay Archipelago. Amsterdam.
- GOSH, C. C., 1923. Report by the Entomologist, Mandalay, for the year ended 30 June 1922 and 1923.
- HAZELHOFF, E. H., 1928. Biologische bestrijding van insectenplagen met behulp van inheemsche parasieten. Hand. 5e Ned. Indische Natuurwetenschappelijk Congres.
- HECTOR, G. P., 1924. Report of the economic botanist to the Government Bengal for the years 1919-1923. Rep. Dept. Agric. Bengal 1921-'24.
- HERING, M., 1926. Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven. ———, 1933 (Wird erscheinen in Treubia).
- HILL, G. F., 1919. History of the Citrus canker in the Northern Territory. Bull. 18 of the Northern Territory Australia Dept. Home and Territories.
- LEEFMANS, S., 1928. Voorloopige mededeeling in zake *Brachartona cat-xantha* Hamps., benevens aanwijzingen tot bestrijding dezer plaag. Landbouw III, 1927/28.
- NEDHAM, J. G., FROST, S. V., and TOTHILL, B. H., 1928. Leaf-mining Insects. Baltimore.

- PILLAY, R. M., 1921. Short notes on insect pests of crops in Travancore. Travancore Dept. of Agriculture Trevandrum.
- REYNKING, O. A., and GROFF, G. W., 1922. The Kao Pau seedless Siamese Pummelo and its Culture. Philippine Jl. of Sci., vol. 19.
- RUTHERFORD, A., 1914. Some insect pests in 1913. Ceylon Dept. Agr. Peredeniya., Bull. 15.
- SYBRANDI, J., 1925. Over witte luis. Bijlage aanplantverslag West Java, Proefstation Cheribon.
- VOÛTE, A. D., 1932. Een nieuw geval van bestrijding van een insectenplaag met behulp van een inheemsche parasiet (*Ageniaspis* sp., parasiet van *Phyllocnistis citrella* Staint.). Tijdschr. v. Entom., Deel 75, Suppl.

DIE VERDAUUNGSENZYME BEI EINIGEN CEPHALOPODEN

VON

C. ROMIJN.

(AUS DEM LABORATORIUM FÜR VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE DER REICHS-
UNIVERSITÄT, UTRECHT)

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
Einführung	373
Abschnitt I. Material, Methodik	377
Abschnitt II. Die Speicheldrüsen	380
A. Schleimsekretion	380
B. Der Speichel als Gift	381
C. Die Absonderung von Enzymen	383
Abschnitt III. Die Mitteldarmdrüsen und der Magensaft	388
A. Lipasen	388
B. Proteasen	393
C. Labwirkung	416
D. Karbohydrasen	417
Abschnitt IV. Schlussbetrachtung, Zusammenfassung	428
Literaturverzeichnis	430

EINFÜHRUNG.

Eine historische Übersicht über die bis jetzt bekannten Tatsachen der Verdauungsphysiologie der Wirbellosen ist öfters an anderer Stelle ¹⁾ gegeben worden; es genügt hier also einige theoretische Fragen zu erörtern, welche meiner Arbeit zu Grunde liegen.

Zuerst kann man beim Studium der vergleichenden Physiologie der Verdauung die Probleme in rein chemisch-physiologischer Hinsicht betrachten und sich beschränken auf eine vergleichende Untersuchung nach Art und Wirkungsweise der verschiedenen Enzyme bei mehreren Tiergruppen, welche unsere Einsicht in den Bau u.s.w. der in allen Hinsichten so spezifischen organischen Katalysatoren sehr ergänzen wird.

¹⁾ MANSOUR-BEK (1932) und JORDAN (1913, 1927).

Eine andere Betrachtungsweise ist diejenige, nach welcher man die enzymatischen Prozesse bei einem Tiere oder einer Tiergruppe in Zusammenhang mit dem Organisationstypus oder den Lebensverhältnissen zu sehen versucht um die eigentliche Biologie dieses Tieres oder dieser Gruppe zu verstehen. So wird es den Enzymatologen interessieren, dass es in der Natur ein Ferment gibt, welches Zellulose spaltet, den Biologen aber der Umstand, dass man dieses Ferment bei einem Tiere findet, dessen Nahrung hauptsächlich aus Zellstoff besteht.

Frühere Stadien unserer vergleichenden Wissenschaft wurden weitgehend durch das Problem beherrscht, ob man die bei Wirbeltieren, vor allem bei den Säugetieren bekannten Erscheinungen auch bei den s.g. niederen Tieren feststellen könne. Diese Problemstellung, die heute noch in der vergleichenden Muskel- und Nervenphysiologie nicht völlig verdrängt ist, ist prinzipiell falsch. Sie erzeugt ein Vorurteil zu Gunsten der Gleichsetzung und trübt den Blick für die Unterschiede, die zwischen den Lebenserscheinungen bei verschiedenen Tierkreisen bestehen. Diese Unterschiede machen die vergleichenden Wissenschaften reizvoll, und erst auf Grund der Kenntnis der Mannigfaltigkeit kann man zur Feststellung allgemeiner Lebensgesetze, also zu einer wirklichen allgemeinen Physiologie kommen. Wir können uns nicht darüber wundern, dass man sich bei der Erforschung der Physiologie niederer Tiere, ausgehend von dem genannten Vorurteil, früher oftmals getäuscht hat. So hat man jahrelang nicht am Vorkommen eines Pepsins bei Wirbellosen gezweifelt, nur auf Grund der Tatsache dass die Verdauungssäfte vieler Tiere, wie z.B. der Krebse, zur Eiweissverdauung in saurer Umgebung imstande sind, was übereinstimmt mit der verdauenden Wirkung des Magensaftes vieler Wirbeltiere. Andererseits hat aber dieser Gedankengang auch zum Auffinden vieler bedeutungsvollen Tatsachen Anlass gegeben. So hat COHNHEIM (1902) nach der Entdeckung des Erepsins bei den Säugetieren ein übereinstimmendes Ferment bei den Cephalopoden gefunden. Die Aufgabe vergleichender Forschung ist daher die prinzipielle Gleichheit aller Lebenserscheinungen, neben der Mannigfaltigkeit ihrer Äusserungen stets vor Augen zu behalten.

Es ist klar, dass die Mehrzahl der Resultate älterer Forscher (vor 1910), wegen des ungeheuern Fortschrittes der Methodik, der seither stattgefunden hat, sehr veraltet ist, um so mehr als damals

die grosse Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für enzymatische Prozesse völlig unbekannt war.

Die Mehrzahl der neueren Forscher haben sich mit Verdauungsversuchen an Vertretern der Gruppe der Crustaceen beschäftigt, was übrigens nicht sehr erstaunlich ist, weil man sich bei diesen Tieren oft ziemlich leicht und ohne Opfer des Versuchstieres Verdauungssäfte verschaffen kann. (*Astacus*).

In den heutigen Untersuchungen ist das Hauptziel, zur genauen Charakterisierung der Enzymspezifität zu gelangen, wie wir sie für Wirbeltierenzyme durch die grundlegenden Arbeiten der WILLSTÄTTERSCHULE kennen.

Die beste Methode zur Charakterisierung eines Enzyms ist natürlich die, um mittels Adsorption und Elution das Ferment möglichst rein und einheitlich in Lösung zu erhalten, wie dies von J. J. MANSOUR-BEK (1932, 1934), bei ihrer Arbeit über die proteolytischen Enzyme von *Maja* und *Murex* geschehen ist. Sie bewies einwandfrei, dass im einheitlichen Magensaft dieser Wirbellosen die gleichen Teilenzyme vorkommen wie in den verschiedenen Säften der Wirbeltiere, und zwar, dass, abgesehen von einer pepsinartigen Proteinase auch alle anderen Teilenzyme vorhanden sind. Bei *Murex anguliferus* kam dabei noch die biologisch wichtige Frage, ob die Verdauungsdrüsen, welche an verschiedenen Stellen in den Darmkanal münden, auch physiologisch verschieden sind, wie das bei den Verdauungsdrüsen der Wirbeltiere der Fall ist. Was die Proteasen betrifft konnte jedoch kein Unterschied festgestellt werden; von einer Arbeitsteilung kann also nicht die Rede sein.

Bei *Maja* ist Frau MANSOUR-BEK imstande gewesen von der Proteinase aus dem Rohextrakt der Mitteldarmdrüse einen Aktivator abzutrennen, der sich durch Enterokinase ersetzen liess; der Rohextrakt selbst aber war nicht aktivierbar. Bei *Murex* konnte ein entsprechendes Verhalten noch nicht festgestellt werden.

Auch ohne Anwendung der Adsorptionstechnik kann man sich ein Urteil bilden über die Art und Spezifität der Enzyme und zwar durch Bestimmung der sogenannten Substratspezifität. Als Kriterium für das Vorhandensein bestimmter Teilenzyme gilt hierbei die Spaltbarkeit durch den Gesamtsaft oder den Gesamtextrakt von bestimmten Substraten, deren Verhalten gegenüber isolierten Teilenzymen aus Vertebratensäften genau bekannt ist. Tritt Spaltung auf, so ist die Wirkung des betreffenden

Teilenzyms nachgewiesen, allerdings nicht die Tatsache, dass ein isolierbares Enzym Träger dieser Wirkung ist. Bei Anwendung der genannten Methode beschränken wir uns auf die Beantwortung der Frage, ob bei der Proteolyse der betreffenden Tierart das Eiweiss in den gleichen Fraktionen gespalten wird wie bei anderen Arten. Die Frage, ob für jede Fraktion ein bestimmtes Enzym nötig ist bleibt unbeantwortet.

Auf Grund der Resultate von MANSOUR-BEK (1932) sind wir geneigt anzunehmen, dass auch für die Wirbellosen die Regel gilt, dass für jede Spaltungsfraktion ein Teilenzym vorhanden sein muss. Diese Annahme gewinnt bei Cephalopoden an Berechtigung durch den Nachweis, den wir erbringen werden, dass in den Sekreten verschiedener Drüsen verschiedene Teilenzyme vorkommen. Da die Adsorptionsmethode ausserordentlich umständlich ist, haben wir von ihrer Verwendung abgesehen.

Bis vor einigen Jahren schrieb man der Lage des pH-Optimums eines Enzyms grossen Wert für die Bestimmung seiner Spezifizität zu. Heute benutzt man die Lage dieser Optima nur noch zur Charakterisierung in hohem Masse gereinigter Fermente; denn Begleitstoffe, die mit dem Enzym verbunden sind, oder in seiner Umgebung vorkommen, können einen grossen Einfluss auf die Lage des Optimums haben. Bekanntlich stimmen die im unge reinigten Zustande von einander abweichenden Optima für Magen- und Darmlipase nach Reinigung des Fermentes überein.

Weiterhin findet nach MANSOUR-BEK (1932) die optimale Wirkung der rohen Majaproteinase in saurer Umgebung statt und diejenige der gereinigten Proteinase bei alkalischer Reaktion. Von wesentlicher Bedeutung ist die Feststellung der pH-Optima für die Biologie der Verdauung, vorausgesetzt, dass man gründlich unterrichtet ist über die reelle Azidität des natürlichen Milieus der Enzyme. Von mehreren Forschern ist dieses bei verschiedenen Tieren festgestellt worden (SHINODA, 1928; KRÜGER und GRAETZ, 1927).

Was die Gruppe der *Cephalopoden* anbetrifft, so sind über moderne Probleme, ausser einigen Mitteilungen KRÜGERS (1929), fast keine Angaben in der Literatur zu finden. Ich habe mir also als Ziel gestellt, mittels der modernen Methodik Aufschlüsse zu bekommen über die spezifischen Eigenschaften der Verdauungsenzyme einiger Tintenfische; zugleich wurde die Möglichkeit einer Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Drüsen, welche in den Darmkanal münden, ins Auge gefasst, um so mehr, als

diese Drüsen, soweit bekannt, als wirkliche Verdauungsdrüsen, ohne resorbierende Funktion, aufzufassen sind.

ABSCHNITT I.

MATERIAL, METHODIK.

Für meine Arbeit kamen hauptsächlich Exemplare von *Sepia officinalis* in Betracht; im Ganzen wurden etwa 25 Tiere benutzt. Die Präparation geschah an der Zoologischen Station der Ned. Dierk. Vereeniging, Den Helder, in den Monaten Mai–Juni 1932 und Juni 1933. Nur ganz frische Tiere wurden gewählt, bei denen wenigstens die Chromatophoren noch in lebhafter Bewegung verkehrten. Nach Vernichtung der supraoesophagealen Ganglienmasse wurde das Tier ventral geöffnet und der grösste Teil des stark muskulösen Mantels fortgeschnitten. Nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen, welche besonders bei den Weibchen sehr voluminös waren, konnte das schwammige, braun-orange Nierengewebe abpräpariert werden, womit zugleich der Darmkanal freigelegt worden war, und vom After her weggeschnitten werden konnte.

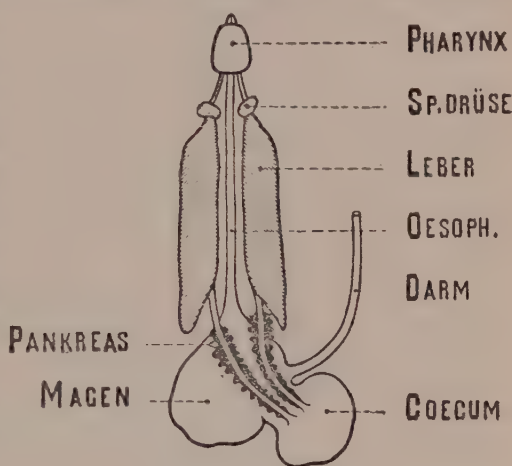


Abb. 1. *Sepia officinalis*.
Schema des Darmkanals.

Der Darmkanal der zehnnarmigen Tintenfische (*Sepia*, *Loligo*) besteht aus einer U-förmigen Röhre, welche in der Mitte zu einem muskulösen Magen erweitert ist; dieser trägt einen dünnwandigen Blindsack (sogenanntes Coecum). In das Coecum münden die Ausführungsgänge der grossen Mitteldarmdrüse (Leber); die drüsigen Anhänge dieser Ausführungsgänge pflegt man Pankreas zu nennen. Die Speicheldrüsen sind kleine, weisse Drüsen, welche der Leber proximal anliegen und in den eigentümlichen

Pharynx münden: Die Leber ist eine grosse, kompakte, zuweilen 50 Gramm wiegende Drüse von hell- bis dunkelbrauner Farbe, während das Pankreas schön gelb bis orange gefärbt ist.

Bei einigen Tieren, besonders bei den im Juni 1933 gesammelten, war das Coecum prall gefüllt mit einer Flüssigkeit, dem sogenannten Magensaft, also dem durch beide Mitteldarmdrüsen abgesonderten Saft. Da diese Tiere schon mehrere Tage im Aquarium der Zool. Station gelebt hatten ohne gefüttert zu werden, können wir ruhig annehmen, dass der genannte Saft nicht mit Verdauungsresten einer vorigen Mahlzeit vermischt war, weil nach FALLOISE (1906) die Verdauung innerhalb 18 Stunden beendigt ist.

Durch Einschnitten des Coecums wurde der Magensaft gesammelt (der pH elektrometrisch gemessen, siehe auch Seite 7) und nach Wägung mit 4 Gewichtsteilen Glycerin 87 % vermischt. Dieses Gemisch wurde bei niedriger Temperatur aufbewahrt und ist im Text als „Magensaft“ angedeutet. Die beiden Mitteldarmdrüsen wurden vorsichtig vom Darne abpräpariert, mit Filtrierpapier leicht getrocknet und gewogen. Das Pankreas wurde von der Leber getrennt.

Die Drüsen wurden alsdann in einem Mörser möglichst fein zerschnitten, mit Quarzsand zerrieben, mit dem Vierfachen ihres Gewichtes an konzentriertem Glycerin vermischt, öfters geschüttelt und schliesslich in der Kälte aufbewahrt. Nach mehreren Wochen Stehen wurden die Extrakte kolliert und filtriert; das Filtrat der Leber war eine klare, in auffallendem Lichte grün- und in durchfallendem Lichte braungefärbte Flüssigkeit; dasjenige des Pankreas war fast farblos.

Wenn im Magen Verdauungsreste angetroffen wurden, wurden diese in Alkohol 92 % fixiert und später einer makroskopischen Untersuchung unterworfen; es stellte sich heraus, dass sie zum grössten Teil aus Schuppen, Skelettstücken kleinerer Fische und Panzerreste von Crustaceen bestanden (*Crangon*, *Portunus*). Auffallend war, dass sich im Coecum niemals Verdauungsreste, wenigstens keine feste Bestandteile befanden, wie es auch von P. BERT (1867), E. BOURQUELOT (1882, 1885) und A. FALLOISE (1906) angegeben worden ist.

Von dem einzigen Exemplare von *Eledone cirrhosa*, das mir zur Verfügung stand, ist das ganze sogenannte „Hepatopankreas“ extrahiert worden, weil eine Trennung von Leber und Pankreas zu grossem Materialverlust geführt haben würde.

Schliesslich wurde auch Magensaft mehrerer frischer Exemplare von *Loligo vulgaris* gesammelt und mit Glyzerin vermischt, wie für *Sepia* beschrieben worden ist.

Bemerkt sei noch, dass die in den Drüsen vorhandenen Enzyme nur in beschränktem Masse in Lösung gehen dürften und zwar besonders die Lyo-fraktion jedes Enzyms nach der Nomenklatur von WILLSTÄTTER und ROHDEWALD (1931, 1932). Genannte Autoren haben es wahrscheinlich gemacht, dass bei vielen Enzymen (Pepsin, Trypsin, Amylase, Maltase) von einem Lyo- und einem Desmoenzym gesprochen werden muss; die erste Fraktion ist ohne weiteres wasser- und glyzerinlöslich, während die zweite Fraktion, welche sehr fest an das Zellmaterial gebunden ist, erst nach bestimmten Prozessen, wie Autolyse, zum Teil löslich wird.

Wenn man also Enzymkonzentrationen verschiedener Extrakte mit einander vergleichen will, müssen diese Tatsachen berücksichtigt werden (vgl. auch MANSOUR-BEK, 1934).

Was die benutzten Methoden anbetrifft, kann auf die einzelnen Abschnitte verwiesen werden.

Der pH des Magensaftes.

Der Magensaft der genannten hungrigen Sepias wurde zur Bestimmung des pH über Nacht in der Kälte unter Paraffinöl aufbewahrt und am andern Morgen der pH gemessen (elektrometrisch mit Wasserstoffelektrode gegen 1 N. Kalomelektrode).

Tier	pH des Magensaftes
<i>Sepia</i> ♂	pH 5.14
<i>Sepia</i> ♂	pH 5.83
<i>Sepia</i> ♀	pH 5.42

Der Magensaft weist also deutlich saure Reaktion auf (pH i.M. 5.4). Von allen andern Tieren wurde der Mageninhalt kolorimetrisch auf den pH geprüft und immer schwach sauer (im Hunger) oder neutral (in der Verdauung), aber niemals alkalisch gefunden.

In der Literatur findet man saure Reaktion erwähnt von SELLIER (1907), HENRY (1903), JOUSSET DE BELLESME (1879), FREDERICQ (1878) und FALLOISE (1906), während nur KRUKENBERG (1882) alkalische Reaktion zu beobachten gemeint hat.

Eigenschaften des Magensaftes.

Der reine Magensaft ist eine klare Flüssigkeit, gelblich braun gefärbt im Gegensatz zur dunklen Farbe der Säfte vieler Wirbellosen (*Astacus*). Er ist sehr eiweissreich, bei Hinzufügung überschüssigen Alkohols bildet sich ein weisser Niederschlag und Unterschichten mit Salpetersäure ruft einen deutlichen Hellerschen Ring hervor. Folgende Farbreaktionen sind leicht zu erhalten: Reaktion von ADAMKIEWICZ, Biuretreaktion, Reaktion von MOLISCH.

ABSCHNITT II.

DIE SPEICHELDRÜSEN.

Beim Nachschlagen der Literatur über die Funktion der Speicheldrüsen, von denen *Sepia* im Gegensatz zu den Octopoden nur zwei besitzt, stellt sich heraus, dass besonders die drei folgenden Funktionen ins Auge gefasst worden sind:

- A. Die Schleimsekretion.
- B. Der Speichel als Gift.
- C. Die Absonderung von Enzymen.

A. Die Schleimsekretion.

Nach KRUKENBERG (1882) soll die Absonderung von Schleim die einzige Funktion dieser Drüsen darstellen und er will den Namen „Speicheldrüsen“ ersetzen durch „Pharynxschleimdrüsen“. Auch GRIFFITHS (1888) erwähnt, dass er mit Essigsäure und „several wellknown tests“ die Anwesenheit eines Muzins bewiesen hat, während BOURQUELOT (1882) die sehr viskösen Eigenschaften eines Wasserextraktes der Drüsen betont, obgleich es ihm nicht gelang mit Essigsäure einen flockigen Niederschlag zu bekommen.

In diesem Zusammenhang muss ich bemerken, dass meine Extrakte, sowohl die Glyzerin- als die Wasserextrakte äusserst fadenziehend waren und gar nicht filtriert werden konnten. Ich meine daraus schliessen zu dürfen, dass die Absonderung von Schleim wirklich eine Funktion der genannten Drüsen sein dürfte.

Für die Octopoden findet man von BOURQUELOT (1882) erwähnt, dass Extrakte der hinteren Drüsen sehr viskös sind, nicht diejenige des vorderen Paares.

In der unterstehenden Tabelle findet man die Angaben verschiedener Autoren zusammengefasst:

Autoren	<i>Sepia</i>	<i>Loligo</i>	Hintere Drüsen <i>Eledone</i> Vordere Drüsen	<i>Octopus</i> <i>vulgaris</i>	<i>Octopus</i> <i>macrochus</i>	Bemerkungen
RUKENBERG	+ ¹⁾		+			?
GRIFFITHS	+					Niederschlag mit Essigsäure visköse Extrakte
OURQUELOT	±			—	+	
VON und BRIOT	+	+			+	
RAUSE					—	„ Muzinreaktion
HYDE			+	+	—	„

Aus dieser Übersicht geht hervor, dass individuell grosse Verschiedenheiten bestehen können, z.B. innerhalb der Gruppe der Octopoden. Für *Sepia* ist einstimmig Schleim gemeldet worden; mit dieser Meinung stimme ich überein auf Grund der grossen Viskosität der Extrakte.

B. Der Speichel als Gift.

Bei *Sepia officinalis* ist die Giftwirkung der Extrakte von Speicheldrüsen nur von BRIOT (1905) und LIXON und BRIOT (1906) geprüft worden. Die Autoren arbeiteten mit Wasserextrakten der Drüsen, welche sie Krebsen (*Carcinus*, *Homarus*, *Maja*) einspritzten. Kleine Mengen (0.5 cc) des Extraktes erzeugten schon Lähmungen nach 1 bis 2 Minuten und hatten den Tod des Tieres zur Folge.

Gezeigt wurde, dass das Gift besonders auf das Zentralnervensystem einwirkt und nicht auf die Muskeln.

Die betreffenden Drüsen der Octopoden haben sich einer viel grösseren Aufmerksamkeit zu erfreuen gehabt; soweit sie untersucht worden sind (LIXON und BRIOT) enthalten die vorderen, kleinsten Speicheldrüsen von *Octopus vulgaris* und *Eledone* kein Gift (Wasserextrakte), während die grossen, hinteren Drüsen sich verhalten wie das einzige Paar Speicheldrüsen von *Sepia* und *Loligo*. Das Gift soll überigens nicht hitzebeständig sein und sich mit Alkohol aus den Wasserextrakten niederschlagen lassen.

¹⁾ + = Schleim — = kein Schleim.

Nach HENZES (1906) Meinung soll das Gift dahingegen recht wohl löslich in Alkohol und kochbeständig sein.

BAGLIONI (1909) erwähnt, dass das isolierte Gift kräftig auf Crustaceen und Frösche wirkt, nicht aber auf Fische.

Nach KRAUSE (1895, 1897) ist der reine Speichel von *Octopus macropus* sehr wirksam auf Crustaceen, Fische und vielleicht auch auf Kaninchen.

Folgende Tabelle gibt eine Zusammenfassung aller Angaben:

Autoren	<i>Sepia</i>	<i>Loligo</i>	Hintere Drüsen <i>Loligo</i> Vordere Drüsen	Hintere Drüsen <i>Octopus</i> Vordere Drüsen	Hintere Drüsen <i>Octopus</i> Vordere Drüsen	Hintere Drüsen <i>Octopus</i> Vordere Drüsen	Bemerkungen
Briot (1905)	+ ¹⁾	+	+	+	+	+	Wasserextrakte (Carcinus)
LIVON und Briot (1906)	+	+	—	+	—	+	Wasserextrakte (Carcinus, Maja, Homarus)
KRAUSE (1895, 1897) .						+	Speichel (Carcinus, Rana, Lepus)
HENZE (1906)						+	Isoliertes Gift (Carcinus)
BAGLIONI (1909) . . .						+	Isoliertes Gift (Rana, Carcinus, Fische)

Eigene Untersuchungen.

Zum Studium der Giftwirkung wurden Seewasserextrakte der Speicheldrüsen von *Sepia* dargestellt (Mai 1933).

Carcinus maenas (80 Gr.). 0.2 cc Extrakt, in das Abdomen injiziert, verursacht fast unmittelbar klonische Krämpfe der Beine und nach 30 Sekunden war das Tier völlig gelähmt.

Bei *Portunus holsatus* wurde dieser Zustand schon nach 10 Sekunden erreicht.

Crangon vulgaris ist nach Einspritzung von 0.05 cc Extrakt sofort wehrlos.

Agonis catafractis. 0.5 cc subcutan injiziert; das Tier ist zuerst augenscheinlich ganz normal, nach einigen Minuten aber legt es

¹⁾ + = Gift. — = kein Gift.

sich auf den Boden des Aquariums, die Atembewegungen werden unregelmässig und haben nach 5 Minuten ganz aufgehört. Das Tier stellt sich nicht wider her.

Das Gift scheint also, ausser den Crustaceen auch einige Fische zu beeinflussen. Blankoversuche mit Meerwasser und Magensaft hatten keinen Einfluss.

C. Die Absonderung von Enzymen.

Der Gehalt der Speicheldrüsen an Verdauungsenzymen könnte von grosser Bedeutung sein für die Zerkleinerung der Beute auf dem Wege der extraintestinalen Verdauung: bei *Octopus* hat LO BIANCO eine solche Verdauung ausserhalb des Körpers angenommen, um die Tatsache zu erklären, dass eine gefangene und getötete Krabbe einige Zeit nach ihrer Tötung dem Tintenfisch abgenommen, äusserlich wenig verletzt erschien, während der Carapax bis in die Beine leergesogen war. Für Decapoda ist etwas entsprechendes nicht bekannt.

Mehrere Forscher haben Enzyme in den Speicheldrüsen aufzuweisen versucht mit sehr verschiedenen Resultaten. Nach P. BERT (1867) soll das saure Abscheidungsprodukt der Speicheldrüsen erst im Magen, nach Beimischung des Magensaftes, seine verdauende Wirkung entfalten; er beweist aber keineswegs, dass der Speichel wirklich Fermente enthält.

KRUKENBERG (1882) leugnet das Vorhandensein von Enzymen in den Speicheldrüsen von *Sepia officinalis* und *Sepiolo rondeletii*. BOURQUELOT (1882) liess Wasserextrakte der Drüsen auf rohe Kartoffelstärke, welche sorgfältig von Zucker befreit worden war, einwirken. Es fand keine Verdauung statt, ebensowenig von Stärke, welche mit heissem Wasser 76° C. hydratiert worden war.

Weiter konnten auch Saccharose, Salizin und Inulin der Einwirkung des Extraktes widerstehen.

Über das Vorhandensein von Enzymen in den hinteren Speicheldrüsen der Octopoden findet man in der Literatur sehr widersprechende Angaben, schon was die Reaktion des Speichels anbetrifft. Während nach KRAUSE (1897) der Speichel bei *Octopus macropus* deutlich sauer reagieren soll, gibt I. HYDE (1897) an, bei demselben Tiere eine neutrale oder alkalische Reaktion gefunden zu haben.

Der Speichel von *Octopus macropus* soll nach KRAUSE (1897) eine Fibrinflocke lösen können, nicht aber Stärke.

Nach LEON FREDERICQ (1878) ist ein Extrakt der hintern

Speicheldrüsen von *Octopus vulgaris* unwirksam auf Fibrin und Stärke, während JOUSSET DE BELLESME (1879) dem Drüsenextrakt das Vermögen Bindegewebe zu lösen zuschreibt und meint, dass er sich auf diese Wirkung beschränkt.

BOURQUELOT (1882) hat diesen Angaben widersprochen; er wies darauf hin, dass angesäuertes Wasser in 24 Stunden dieselben histologischen Veränderungen an Krabbenmuskeln hervorruft, wie sie von JOUSSET DE BELLESME (1879) beschrieben worden waren.

Nach BOURQUELOT (1885) haben die Extrakte keinen Einfluss auf Eiweissstoffe und Kohlehydrate.

VICTOR HENRY (1903) gibt an ein wenig Amylase in der Speicheldrüse von *Octopus vulgaris* gefunden zu haben.

Nach FALLOISE (1905-1906) sind die Extrakte der hinteren Speicheldrüsen von *Octopus* und *Eledone* schwach proteolytisch wirksam (Fibrin, Gelatine), während KRUKENBERG (1882) das Vorhandensein von Enzymen bei *Eledone* leugnet.

Nach P. KRÜGER (1929) soll Presssaft der Speicheldrüsen von Octopoden Pepton spalten.

Die vorderen Speicheldrüsen enthalten, soweit sie untersucht wurden (BRIOT, BOURQUELOT) keine Fermente (*Octopus*, *Eledone*).

HENZE (1906) ist der Meinung, dass die Speicheldrüsen auch noch eine wichtige exkretorische Funktion haben, weil es ihm gelang im Speichel erhebliche Mengen Stickstoff nachzuweisen (Taurin); dass dieser Stickstoff Exkreten angehört stützt HENZE durch die Untersuchungen von FÜRTHS, aus denen hervorgeht, dass der eigentliche Harn arm an Stickstoff ist. Die Blutversorgung der Drüsen soll diese exkretive Funktion begünstigen.

Eigene Untersuchungen:

Zur Bestimmung einer eventuellen Proteinase wurde die Einwirkung eines Glycerinextraktes der Speicheldrüsen von *Sepia* auf folgende Substrate geprüft:

1. Gelatine; 2. Casein; 3. Pepton.

1. Gelatine.

3 Grm Gelatinepulver wurden mit 97 Grm dest. Wasser auf 30° C. erwärmt und bei dieser Temperatur aufbewahrt.

Verdauungsgemisch: 6 cc Phosphatpuffer (nach SÖRENSEN) 0.2 Mol., 3 ccm Gelatinelösung 3%, 1 ccm Glycerinextrakt. Temperatur 30° C. pH 6.75 (elektrometrisch gemessen). Quantitative Bestimmung der Aminosäuren nach VAN SLYKE (1923); pro Titration 2 ccm.

Blankobestimmung: 0.55 ccm Aminostickstoff.
 Nach 60 Minuten: 0.56 ccm „
 Nach 2 Stunden: 0.58 ccm „
 Kein Aciditätszuwachs.

2. Casein.

6 Grm Casein (HAMMARSTEN) wurden mit 100 ccm Wasser geschüttelt, 5 ccm NaOH N. 1 hinzugefügt und nochmals 100 ccm Wasser. Die Flüssigkeit wurde langsam auf 90° C. erwärmt zur vollständigen Lösung des Caseins. Nach Abkühlen wurde die Lösung mit etwas Thymol versehen und bei niedriger Temperatur aufbewahrt.

Verdauungsgemisch: 6 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 3 ccm Caseinlösung 3%, 1 ccm Drüsenextrakt, pH 6.56 (elektrometrisch gemessen), Temp. 30° C. Bestimmung im Mikro-VAN SLYKE-Apparat, pro Titration 2 ccm.

Blankowert: 0.464 m.Grm N₂.
 Nach 2 Stunden: 0.469 m.Grm N₂.
 Kein Aciditätszuwachs.

3. Pepton.

2.5 Grm Pepton (ex alb.) wurden mit wenig Wasser zerrieben, mit Wasser auf 50 ccm aufgefüllt, gekocht und filtriert bis die 5 prozentige Lösung vollkommen klar war.

Verdauungsgemisch: 5 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 5 ccm Peptonlösung, 1 ccm Drüsenextrakt, pH 6.17 (elektrometrisch gemessen), Temp. 38° C. Titration der COOH-Gruppen nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ (1924), pro Titration 2 ccm.

Blankobestimmung: 1.86 ccm alk. KOH 1/10 N.
 Nach 134 Minuten: 1.87 ccm „ „ 1/10 N.
 Nach 18 Stunden: 1.87 ccm „ „ 1/10 N.
 Keine Aciditätszunahme.

Idem bei pH 7.78.

Blankowert: 1.06 ccm alk. KOH n/10.
 Nach 100 Minuten: 1.05 ccm „ „ n/10.
 Nach 20 Stunden: 1.07 ccm „ „ n/10.
 Kein Aciditätszuwachs.

Also, weder Gelatine, noch Casein, noch Pepton werden vom Extrakte der Speicheldrüsen gespalten; eine Proteinasewirkung fehlt. Die Anwesenheit von Peptidasen schien sehr unwahrscheinlich; erstens spricht die Tatsache, dass Pepton nicht gespalten wird gegen das Vorhandensein einer Peptidase, zweitens ist es unwahrscheinlich, dass die am meisten oral mündenden Drüsen nur Enzyme enthielten für die niedrigsten Fraktionen der Eiweissverdauung.

Die Wirkung der Extrakte ist auf folgende Peptide studiert

worden: 1. Chloracetyl-l-tyrosin; 2. Leucyldiglycin; 3. Glycylglycin.

1. Chloracetyl-l-tyrosin.

100 m.Grm dieses Substrates wurden in 10 ccm dest. Wasser gelöst.

Verdauungsgemisch: 1 ccm Puffer (Glycocol- NaOH 0.2 Mol.), 0.5 ccm Chloracetyl-l-tyrosinlösung 1%, 0.3 ccm Drüsenextrakt, pH 6.28, Temp. 38° C., alkoholische Mikrotitration nach W. GRASSMANN (1929), pro Titration 0.4 ccm.

Blanko gebunden: 4.58 ccm alk. KOH n/100.

Nach 6 Stunden: 4.59 ccm „ „ n/100.

Keine Aciditätszunahme.

Idem bei pH 7.82.

Blankowert: 2.76 ccm alk. KOH n/100.

Nach 3 Stunden: 2.78 ccm „ „ n/100.

Nach 6 Stunden: 2.77 ccm „ „ n/100.

Keine Aciditätszunahme; Chloracetyl-l-tyrosin wird nicht vom Speicheldrüsenextrakt gespalten, eine Carboxypolypeptidasewirkung ist nicht vorhanden.

2. Leucyldiglycin.

200 m.Grm Leucyldiglycin wurden in 10 ccm Wasser gelöst.

Verdauungsgemisch: 1 ccm Puffer (K. biphtalat- NaOH) 0.2 Mol., 0.5 ccm Leucyldiglycinlösung 2%, 0.3 ccm Drüsenextrakt, pH 6.22 (elektrometrisch gemessen), Temp. 38° C., Mikrotitration nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blankowert: 4.22 ccm alk. KOH n/100.

Nach 2 Stunden: 4.25 ccm „ „ n/100.

Nach 5 Stunden: 4.24 ccm „ „ n/100.

Keine Aciditätszunahme.

Idem bei pH 7.86 (Glycocol- NaOH 0.2 Mol.).

Blankobestimmung: 2.88 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 2.89 ccm „ „ n/100.

Leucyldiglycin wird also nicht gespalten, auch eine Aminopolypeptidasewirkung fehlt.

3. Glycylglycin.

200 m.Grm wurden in 10 ccm Wasser gelöst.

Verdauungsgemisch: 1 ccm Puffer (K. bipht.- NaOH 0.2 Mol.), 0.5 ccm Peptidlösung, 0.3 ccm Extrakt, pH 6.02, Temp. 37.8° C., Mikrobestimmung von Aminosäuren nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blanko gebunden: 4.41 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 4.43 ccm „ „ n/100.

Nach 6 Stunden: 4.44 ccm „ „ n/100.

Kein Aciditätszuwachs.

Idem bei pH 7.82 (Glycocoll-NaOH).

Blankowert: 3.16 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 3.15 ccm „ „ n/100.

Kein Aciditätszuwachs.

Auch Glycylglycin wird nicht gespalten; eine Dipeptidase-wirkung ist nicht vorhanden.

Weiter wurde der Extrakt auf das Vorhandensein einer Amy-lase geprüft; die folgenden zwei Substrate wurden gewählt: 1. lösliche Stärke (KAHLBAUM); 2. Glycogen puriss, (MERCK). Der ev. gebildete Zucker wurde quantitativ nach der Methode von BERTRAND-SCHOORL (1915-1916) bestimmt, und zwar nach der sogenannten Resttitration.

1. Lösliche Stärke.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer (K. bipht.-NaOH 0.2 Mol.), 1 ccm Speicheldrüsenextrakt, pH 6.14, Temp. 38° C., pro Titration 10 ccm.

Blanko hinzugefügt: 13.16 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Nach 3 Stunden: 13.15 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Differenz: 0.01 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Keine Zuckerbildung.

Idem bei pH 8.2 (Glycocoll-NaOH).

Blankowert: 13.18 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Nach 4 Stunden: 13.18 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Differenz: 0.00 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Amylum solubile wird also nicht vom Speicheldrüsenextrakt verdaut.

2. Glycogen.

10 ccm Glycogenlösung 1%, 5 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 1 ccm Extrakt, pH 6.71, Temp. 37.9 C., pro Titration 10 ccm.

Blankowert: 13.51 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Nach 8 Stunden: 13.50 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Differenz: 0.01 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Idem bei pH 8.26 (Glycocoll-NaOH).

Blankowert: 13.47 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Nach 6 Stunden: 13.48 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Differenz: -0.01 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ n/10.

Auch Glycogen wird nicht verzuckert; offenbar fehlt eine Amylase.

Schliesslich wurde die Wirkung des Speicheldrüsenextraktes auf Tributyrin studiert, nach der stalagmetrischen Methode von MICHAELIS und RONA (1911).

Verdauungsgemisch: 25 ccm gesättigte Tributyrinlösung (siehe auch Abschnitt III, A). 2 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 1 ccm Drüsenextrakt, pH 6.32, Temp. 20° C.

Tropfenzahl beim Anfang des Versuches: 141.

Nach 60 Minuten: 141.

Nach 4 Stunden: 140.

Nach 10 Stunden: 140.

Idem bei pH 8.21.

Tropfenzahl am Anfang: 142.

Nach 5 Stunden: 142.

Nach 8 Stunden: 142.

Der Speicheldrüsenextrakt ist also nicht imstande die Tropfenzahl einer Tributyrinlösung zu ändern, woraus ich auf das Fehlen einer Lipase schliesse.

Zusammenfassung.

Die Speicheldrüsen von *Sepia officinalis* enthalten keine Verdauungsenzyme; sie sind als Schleim- und Giftdrüsen aufzufassen; von einer Vorverdauung ausserhalb des Tieres durch Speichel kann also nicht die Rede sein.

ABSCHNITT III.

DIE MITTELDARMDRÜSEN UND DER MAGENSAFT.

A. Lipasen.

In der älteren Literatur findet man nur von BOURQUELOT (1885) erwähnt, dass Wasserextrakte der Leber von *Sepia*, süßes Mandelöl emulsionieren, und nach 24 Stunden war eine schwach saure Reaktion eingetreten, doch erhielt man die gleiche saure Reaktion wenn das Fett mit Wasser in Berührung gewesen war.

In letzter Zeit ist von KRÜGER (1929) gezeigt worden, dass nach Einwirkung frischen Magensaftes einer hungernden *Sepia* auf Rizinusöl keine Fettsäuren gebildet werden, während einfache Ester wie Methylbutyrat und Phenylazetat gut hydrolisiert wurden. Ein Glycerinextrakt eines Trockenpulvers der Leber spaltet, aber Rizinusöl. Dieser Widerspruch könnte vielleicht erklärt werden durch die Annahme, dass es hemmende Begleitstoffe gibt, welche bei der Behandlung der Leber mit Azeton beseitigt worden sind. Die Bestimmung eines pH-Optimums ergab einen Wert zwischen pH 5.6 und pH 6.2 (Azetatpuffer).

JOUSSET DE BELLESME (1879) erwähnt, dass Olivenöl von einem Leberextrakt von *Octopus vulgaris* nicht emulgiert wurde und auch nach mehreren Tagen liess sich keine saure Reaktion nachweisen.

FALLOISE (1905–1906), der mit Fistelsäften von *Octopus vulgaris* und *Eledone moschata* arbeitete, fand diese wirkungslos Olivenöl gegenüber; dagegen wurde Milch, welche mit blauem Lackmus gefärbt worden war, in 7 Stunden gerötet.

KRÜGER (1929) fand bei *Octopus* und *Eledone* dasselbe wie bei *Sepia*. Nach BOURQUELOT (1885) soll Leberextrakt von *Octopus*, süßes Mandelöl emulgieren; das Auftreten von Fettsäuren konnte aber nicht bewiesen werden.

Eigene Untersuchungen.

1. Spaltung von Rizinusöl. Alkalimetrische Bestimmung von Fettsäuren nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ (1924).

a. Leberextrakt.

In eine Flasche von 10 ccm Inhalt kamen 2 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 1 ccm Rizinusöl und 0.5 ccm Leberextrakt. Die Flasche wurde während 3 Minuten mit der Hand geschüttelt und in ein Wasserbad bei 38° C. gestellt. Zur Beendigung der Hydrolyse wurde die Flüssigkeit mit 25 ccm Alkohol 96% in einen Kolben übergespült und nach Hinzufügung von 1 ccm Phenolphthalein 10/100 titriert mit alkoholische n/10 KOH.

Bei pH 5.70. Temp. 38° C.

Blanko Titer:	3.60 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 4 Stunden:	3.62 ccm „ „	n/10.
Zunahme:	0.02 ccm „ „	n/10.

Bei pH 7.14. Temp. 38° C.

Blankowert:	1.60 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 4 Stunden:	1.60 ccm „ „	n/10.
Zunahme:	0.00 ccm „ „	n/10.

Rizinusöl wird also vom Leberextrakt nicht gespalten.

b. Pankreasextrakt.

Die gleichen Versuchsbedingungen wie oben beschrieben worden sind.

Bei pH 5.70. Temp. 38° C.

Blanko Titer:	3.30 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 2 Stunden:	3.45 ccm „ „	n/10.
Zuwachs:	0.15 ccm „ „	n/10.

Bei pH 7.14. Temp. 38° C.

Blanko Titer: 1.30 ccm alk. KOH n/10.

Nach 2 Stunden: 1.38 ccm „ „ n/10.

Zuwachs: 0.08 ccm „ „ n/10.

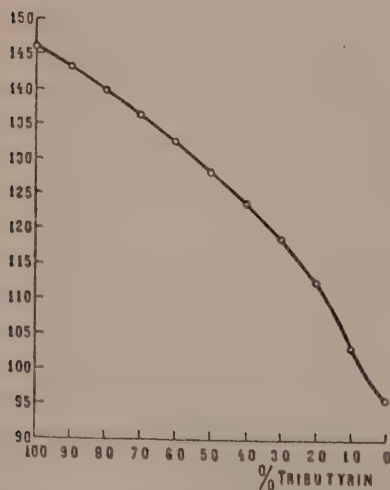
Aus obenstehenden Tabellen geht hervor, dass nur der Pankreasextrakt in beschränktem Masse zur Fettsäurebildung aus Rizinusöl imstande ist. (Genauigkeit der Methode 0.02 ccm alk. KOH n/10).

2. Spaltung von Tributyrin.

Die Spaltung des Tributyrins wurde verfolgt mittels der stalagmometrischen Methode von MICHAELIS und RONA (1911). Zuerst wurde für das benutzte Stalagmometer eine Standardtributyriinkurve aufgestellt:

8 Tropfen Tributyrin wurden mit 400 ccm Wasser während einer Stunde auf der Schüttelmaschine mit mässiger Geschwindigkeit geschüttelt. Nach 15 Minuten Stehens wurde die Flüssigkeit filtriert; die ersten und letzten 50 ccm wurden weggeworfen. Von der erhaltenen Lösung wurden Verdünnungen hergestellt von resp. 90%, 80%, u.s.w. ... 0% Tributyrin. Von diesen wurde die Tropfenzahl mit einem Stalagmometer bestimmt und die Beziehung zwischen Konzentration und Tropfenzahl grafisch dargestellt:

TROPFENZAHL



% Tributyrin	Tropfenzahl
100	146
90	143
80	140
70	136
60	132
50	128
40	124
30	118
20	112
10	102
0	96

Abb. 2. Tributyrinkonzentration und Tropfenzahl. Temp. 20° C.

a. Leberextrakt.

Verdauungsgemisch: 25 ccm gesättigte Tributyrinlösung, 1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 2 ccm Leberextrakt, pH 6.32, Temp. 20° C.

Zeit (Min.)	% gespalten
30	26
60	51
90	69
120	78

b. Pankreasextrakt.

Zeit (Min.)	% gespalten
30	21
60	41
90	59

c. Magensaft.

Zeit (Min.)	% gespalten
30	19
60	37
90	54

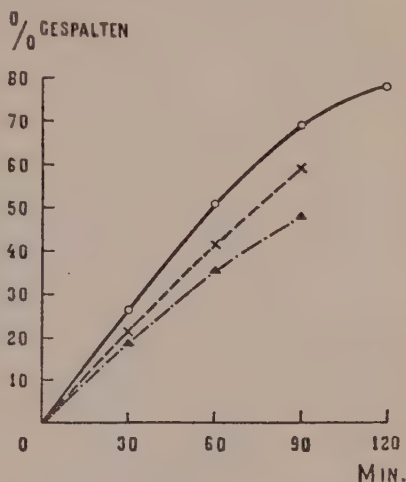


Abb. 3. Spaltung von Tributyrin durch Glycerinextrakt der Leber (—○—○—) des Pankreas (—×—×—) und durch Magensaft (—▲—▲—) von *Sepia officinalis*. Temp. 20° C.

Aus den Kurven geht deutlich hervor, dass Tributyrin von den erwähnten Extrakten und vom Magensaft gut zerlegt wird und zwar ist die Spaltung bis 50 % der Zeit proportional, bei den benutzten Fermentkonzentrationen.

pH Optima der Tributyrinspaltung.

a. Leberextrakt.

Verdauungsgemisch: 25 ccm Tributyrinlösung 100%, 1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 1 ccm Leberextrakt, Temp. 20° C. Zeit 60 Minuten.

pH (elektrometrisch gemessen)	Verdauung in %
5.58	11.5
5.76	20
6.02	46.5
6.35	25
6.60	22.5
6.86	20
6.91	17
7.05	13

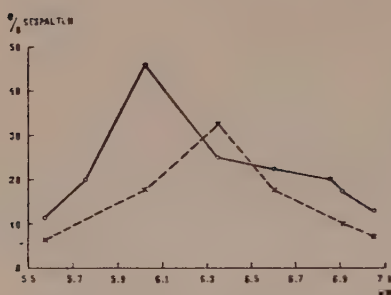


Abb. 4. Tributyrinspaltung durch Leberauszug (—o—o—) und Pankreasauszug (—x—x—) von *Sepia*, und Wasserstoffzahl.

b. Pankreasextrakt.

Versuchsbedingungen wie oben.
Temp. 18° C.

pH (elektrometrisch gemessen)	% gespalten
5.58	6.5
6.02	18
6.35	32.5
6.60	17.5
6.91	10
7.05	7

Für den Leberextrakt liegt das Optimum bei pH 6.02, für den Pankreasextrakt bei pH 6.35. Diese Werte stimmen etwa mit den von anderen Autoren bei anderen Wirbellosen gefundenen überein: *Helix* pH 6.5 (KUNTARA), *Astacus* pH 5.7 (KRÜGER), *Limax* pH 5.6–5.9 (GRAETZ).

Weiter wurde versucht die Sepialipase mit $MgCl_2$ zu aktivieren, da ja dieser Stoff ein bekannter Aktivator der Wirbeltierlipase ist.

a. Leberextrakt.

I.

25 ccm Tributyrinlösung 100%
1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol.
1 ccm Leberextrakt
0.5 ccm Wasser
Spaltung in einer Stunde: 19%

Keine Aktivierung.

II.

Wie unter I, aber statt
0.5 ccm Wassers,
0.5 ccm $MgCl_2$ 10%

Spaltung in einer Stunde 20%

b. Pankreasextrakt.

I.

Wie oben
Spaltung in einer Stunde 18%

Keine Aktivierung.

II.

Wie oben
Spaltung in einer Stunde: 18%

Zusammenfassung:

Glycerinextrakt der Leber von *Sepia* verdaut kein Rizinusöl, während die Spaltung des Tributyrins glatt verläuft. Das pH-

Optimum liegt bei pH 6.02. Keine Aktivierung mit $MgCl_2$ (vgl. auch KRIJGSMAN, 1928). Pankreasauszug ist zur Verdauung von Rizinusöl imstande, die Fettsäurebildung ist bei pH 5.70 grösser als bei pH 7.14. Tributyrin wird in ungefähr demselben Masse zerlegt wie vom Leberextrakt. Das pH-Optimum liegt bei pH 6.35. Der Auszug lässt sich nicht mit $MgCl_2$ aktivieren.

B. Proteasen.

Wenn man die ältere Literatur über die Eiweissverdauung bei *Sepia* nachschlägt, so findet man, von den unbestimmten Angaben P. BERTS (1867) abgesehen, allgemein die Meinung vertreten, dass ein eiweisslösendes Enzym vorhanden sei. So soll nach KRUKENBERG (1882) der Magensaft von *Sepia* und von anderen Cephalopoden braungelb gefärbt sein; er soll eine alkalische Reaktion aufweisen und Fibrin bei dieser Reaktion rasch lösen. Frisch dargestellte Wasserextrakte der Leber erwiesen sich als nicht proteolytisch wirksam, wohl aber Glyzerinextrakte, welche sechs Wochen alt waren. Die Lösung des Fibrins geschah am schnellsten in 1 %-iger Sodalösung, während aber auch in 0.1 %-iger Salzsäure die Verdauung nicht versagte, woraus KRUKENBERG auf das Vorhandensein eines peptischen neben dem eines tryptischen Enzyms meinte schliessen zu dürfen.

Das Pankreas soll nach KRUKENBERG keine Enzyme, dagegen ausschliesslich Schleim absondern.

VIGELIUS (1883) schliesst an seine histologischen Untersuchungen einige Verdauungsversuche mit alkoholischem Extrakt der Leber an und findet auch Fibrinverdauung sowohl bei saurer als bei alkalischer Reaktion.

Nach VICTOR HENRY (1903) enthalten Leber und Pankreas eine Protease (Fibrin, Gelatine), während die einzelnen Extrakte ebenso wirksam sind wie ein Gemisch derselben. Ein Extrakt des Coecums, welches selbst keine Protease enthielt, erwies sich zur Beschleunigung der Pankreaswirkung, nicht aber der Leberwirkung imstande.

J. SELLIER (1907) fand bei 50 Sepien dass der Magensaft Lackmus gegenüber sauer reagiert. Die verdauende Kraft des Magensaftes war im Hunger dieselbe, wie während der Mahlzeit. Der Saft soll koaguliertes Ovalbumin nicht verdauen, wohl aber Gelatine und Casein, und zwar am besten in saurer Umgebung (0.1 % HCl).

Später ist von KRÜGER (1929) gezeigt worden, dass Magensaft hungernder Sepien jedenfalls eine Proteinase und eine Dipeptidase enthält (Verdauung von Pepton und Alanyl-glycin). Mit Glyzerinauszügen von Azetontrockenpulver von Sepialebern wurde ein pH-Optimum bestimmt und dieses bei alkalischer Reaktion gefunden, ein Verhalten welches KRÜGER der Mitwirkung von Poly- und Dipeptidasen zuschreibt. Übrigens macht die kurze Darstellung seiner Versuchsbedingungen eine genaue Beurteilung der Resultate sehr schwer.

Für die Octopoden erwähnt LEON FREDERICQ (1878), dass saure wie alkalische Extrakte (HCl und Na_2CO_3) von Trockenpulver der Leber von *Octopus vulgaris* imstande sind Fibrin zu lösen. Seine Schlussfolgerungen sind: „Il y a donc là un ferment s'adressant aux albuminoides et qui est ni la pepsine ni la trypsine . . .“. Augenscheinlich ist hier ein Extrakt des „Hepato-pankreas“ benutzt worden.

JOUSSET DE BELLESME (1879) hat beobachtet, dass Muskelstücke von *Carcinus* sich lösten im Saft, welcher aus den Leberausführungsgängen gesammelt wurde; die Reaktion des Saftes war sauer.

Auch KRUKENBERG (1882) erwähnt für *Eledone* eine Fibrinverdauung sowohl bei saurer als bei alkalischer Reaktion (HCl und Na_2CO_3) und schliesst auf das Vorhandensein eines peptischen und eines tryptischen Enzyms.

E. BOURQUELOT (1885) beschäftigt sich mit der Frage, in wie weit man es bei den Cephalopoden mit Pepsin oder Trypsin zu tun hat und er schliesst, ähnlich wie KRUKENBERG, dass beide Fermente nebeneinander vorhanden sind; so spricht Verdauung des Fibrins in alkalischer oder neutraler Umgebung ohne vorhergehende Quellung desselben für das Vorhandensein von Trypsin während das Enzym auch nach Ansäuerung der Leberextrakte (*Octopus*) Eiweiss verdaut; hingegen bleibt Stärke nun ungespalten: das Vorhandensein eines Pepsins sei bewiesen.

O. COHNHEIM (1902) fand in Leberextrakten der Octopoden ein Ferment, welches Pepton mässig schnell, natives Eiweiss sehr langsam verdaute (Erepsin) und hat darauf hingewiesen, dass Eiweiss schliesslich als Aminosäuren und nicht als Pepton vom Darne resorbiert wird.

Nach VICTOR HENRY (1903) soll der Saft aus den Leberausführungsgängen von *Octopus vulgaris* gekochtes Ovalbumin, Fibrin und Gelatine verdauen, wohingegen ein Coccumwand

extrakt weder Enzyme enthielt noch die Wirkung des Drüsen-saftes zu beeinflussen imstande war.

A. FALLOISE (1905-1906) legte bei *Octopus* und *Eledone* Fisteln an und liess die Tiere wieder frei herumschwimmen. Er konnte zeigen, dass die Sekretion der Mitteldarmdrüsen zwar kontinuierlich ist, aber reichlicher während der Verdauung als im Hunger. In sämtlichen Fällen (30 Exemplare von *Octopus* und *Eledone*) reagierte der Saft, Lackmus gegenüber, sauer.

Gekochtes Hühnereiweiss wurde vom Fistelsafte nicht verdaut, wohl dahingegen Gelatine (METT'sche Methode). FALLOISE ist der erste Forscher, der darauf hinweist, dass es bei diesen Versuchen notwendig ist ein Antisepticum zu benutzen (NaF). Der Saft konnte nicht von Extrakten verschiedener Darmteile aktiviert werden.

Weiter wurden Extrakte der Leber und des Pankreas einzeln dargestellt, bei denen sich grosse Unterschiede im Verhalten ergaben. So verhielt sich der Leberextrakt vollkommen gleich dem ganzen Saft, während der Pankreasextrakt nur Amylase zu enthalten schien, es wurden wenigstens weder Fibrin, noch Gelatine oder gar Pepton merklich gespalten. Die Extrakte verschiedener Darmteile hatten keine fördernde Wirkung auf diese Verdauung.

Schliesslich sind von P. KRÜGER (1929) noch einige Angaben über *Octopus vulgaris* und *Eledone moschata* gemacht worden. Der Magensaft verdaute Pepton und Alanylglycin. Bei *Eledone* wurde ein Optimum der Peptonspaltung bei pH 7.5 gefunden, aber zwischen pH 5.0 und pH 7.5 ist keine Bestimmung aufgeführt worden, so dass die Möglichkeit einer anderen pH-Optimumlage nicht ausgeschlossen ist.

Eigene Untersuchungen:

1. Leberextrakt.

a. Verdauung von Casein.

Verdauungsgemisch: 6 ccm Phosphatpuffer, 3 ccm Caseinlösung 6%, 1 ccm Leberextrakt, pH 6.02 (elektrometrisch gemessen), Temp. 30° C. Bestimmung im Mikro-VAN SLYKE, pro Titration 2 ccm.

Zunahme in 150 Minuten: 0.32 ccm 0.1 N. NH_2 .

Idem mit der Alkoholtitration nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ (1921).

Verdauungsgemisch wie oben, pro Titration 2 ccm.

Blankobestimmung: 4.10 ccm alk. NaOH 0.085 N.

Nach 90 Minuten: 4.55 ccm „ „ 0.085 N.

Zunahme: 0.45 ccm „ „ 0.085 N.

Der Endpunkt der Titration wurde so bestimmt, dass zugleich mit obengenanntem Verdauungsgemisch ein Kontrollgemisch mit gekochtem Drüsenextrakt zur Vergleichung der Farbe angesetzt wurde. Von diesem wurden 2 ccm zur gewünschten blauen Farbe titriert, welche als Vergleichsfarbe benutzt wurde. Auch bei der Mikrotitration nach W. GRASSMANN wurde so verfahren. Die ammoniakalische CuCl_2 -Lösung nämlich, welche in der ursprünglichen Titration als Vergleichsflüssigkeit benutzt wird, stimmte meistens, was die Art der Farbe anbetrifft, nicht mit der Indikatorfarbe des Verdauungsgemisches überein, weil dieses oft gefärbte Flüssigkeiten wie Pepton, Drüsenextrakte u.s.w. enthält.

b. Verdauung von Pepton (ex alb.).

Verdauungsgemisch: 6 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 3 ccm Peptonlösung 5%, 1 ccm Drüsenextrakt, pH 6.00, Temp. 30° C. Titration nach WILL-STÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titration 2 ccm.

Blankobestimmung: 4.21 ccm alk. NaOH 0.085 N.

Nach 60 Minuten: 4.43 ccm „ „ 0.085 N.

Nach 150 Minuten: 4.61 ccm „ „ 0.085 N.

Zuwachs in 150 Min.: 0.40 ccm „ „ 0.085 N.

Auf Grund der Verdauung von Casein darf man auf Proteinasewirkung des Leberextraktes schliessen.

c. Spaltung von Chloracetyl-l-tyrosin.

Verdauungsgemisch: 1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Substratlösung 1%, 0.3 ccm Leberextrakt, pH 6.34, Temp. 38° C., Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blankowert: 4.60 ccm alk. KOH n/100.

Nach 3½ Stunden: 5.16 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 0.56 ccm „ „ n/100.

Eine Carboxypolypeptidasewirkung konnte also nachgewiesen werden.

d. Verdauung von Leucyldiglycin.

1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Leucyldiglycin 1%, 0.3 ccm Drüsenextrakt, pH 7.82, Temp. 38° C. Bestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blankobestimmung: 3.01 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 3.92 ccm „ „ n/100.

Zuwachs in 4 Stunden: 0.91 ccm „ „ n/100.

Auch Aminopolypeptidasewirkung konnte daher nachgewiesen werden.

e. Spaltung von Glycylglycin.

4 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 2 ccm Glycylglycinlösung 1%, 0.5 ccm Leberauszug, pH 7.24, Temp. 38° C. Bestimmung im Mikro-VAN SLYKE, pro Titration 1 ccm.

Blankowert:	2.10 ccm Aminostickstoff.
Nach 3 Stunden:	2.44 ccm „
Zuwachs:	0.34 ccm „

Eine Dipeptidasewirkung ist somit nachgewiesen worden.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass im Leberextrakt alle diejenigen Fraktionen der Eiweisspaltung vorkommen, welche zu einem vollständigen Abbruch des Eiweissmoleküls bis zu Aminosäuren notwendig sind.

2. Pankreasextrakt.

a. Verdauung von Gelatine.

Reaktionsgemisch: 5 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 4 ccm Gelatinelösung 3%, pH 8.26, Temp. 38° C., Alkoholtitration nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titration 2 ccm.

Blankobestimmung:	1.65 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 2 Stunden:	1.69 ccm „	„ n/10.
Nach 5 Stunden:	1.70 ccm „	„ n/10.

Fast keine Aciditätszunahme.

Im Rohextrakt des Pankreas kommt also fast keine Proteinase-wirkung vor.

b. Verdauung von Pepton.

5 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 5 ccm Peptonlösung 5%, 1 ccm Pankreasauszug, pH 6.13, Temp. 38° C. Bestimmung nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titr. 2 ccm.

Blankowert:	1.92 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 135 Minuten:	1.96 ccm „	„ n/10.
Nach 18 Stunden:	2.01 ccm „	„ n/10.

Idem bei pH 7.84.

Blankobestimmung:	1.10 ccm alk. KOH	n/10.
Nach 100 Minuten:	1.11 ccm „	„ n/10.
Nach 12 Stunden:	1.14 ccm „	„ n/10.

Fast keine Aciditätszunahme.

c. Spaltung von Chloracetyl-l-tyrosin.

Verdauungsgemisch: 1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Substrat-

lösung 1%, 0.3 ccm Drüsenextrakt, pH 6.33, Temp. 38° C. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blankobestimmung: 4.54 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4½ Stunden: 4.59 ccm „ „ n/100.

Wenig Säurezunahme.

d. Spaltung von Leucyldiglycin.

Reaktionsgemisch: 1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Leucyldiglycinlösung 2%, 0.3 ccm Pankreasauszug, pH 7.83, Temp. 38° C. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blanko: 3.01 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 4.12 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 1.11 ccm „ „ n/100.

Es gibt im Pankreasauszug eine Aminopolyptidasewirkung.

e. Spaltung von Glycylglycin.

1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Glycylglycinlösung 2%, 0.3 ccm Pankreasextrakt, pH 7.81, Temp. 38° C. Titration nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Blankowert: 3.24 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 5.26 ccm „ „ n/100.

Zuwachs in 4 Stunden: 2.02 ccm „ „ n/100.

Auch eine Dipeptidasewirkung liess sich also nachweisen.

Augenscheinlich ist also nur „Erepsin“ im Pankreasauszug nachzuweisen, denn native Eiweisskörper werden nicht, einfache Peptide aber gut gespalten.

pH-Optima der Pankreasproteasen.

a. Aminopolyptidase.

1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Leucyldiglycin 2%, 0.3 ccm Pankreasauszug, Temp. 38° C. Zeit 3 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Puffer	pH (kolorim. gemessen)	Aciditätszuwachs (ccm alk. KOH n/100)
Phosphat	6.81	0.24
„	6.96	0.38
„	7.12	0.50
„	7.30	0.56
„	7.42	0.72
„	7.56	0.86
„	7.70	1.06
„	7.83	0.92
Glycocoll-NaOH	8.28	0.82
„ „	8.53	0.36

Siehe auch Abb. 5.

b. Dipeptidase.

1 ccm Puffer, 0.4 ccm Glycylglycin 2%, 0.3 ccm Pankreasauszug, Temp. 30° C., Zeit 2½ Stunde. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.3 ccm. Siehe auch Abb. 5.

Puffer	pH (kolorim. gemessen)	Aciditätszuwachs (ccm alk. KOH n/100)
Borat	7.08	0.22
"	7.50	0.31
"	7.80	0.52
"	8.03	0.44
"	8.23	0.28
"	8.41	0.19
"	8.56	0.12
"	8.70	0.08
"	8.83	0.02

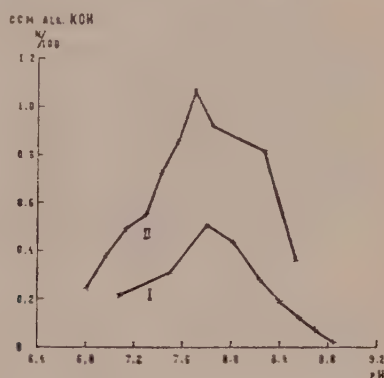


Abb. 5. Spaltung von Leucylglycin (II) und Glycylglycin (I) durch Pankreasextrakt und Wasserstoffzahl.

pH-Optima der Leberproteasen.

a. Proteinase.

Casein. 6 ccm Puffer, 3 ccm Caseinlösung 6%, 1 ccm Leberauszug, Temp. 30° C., Zeit 120 Minuten. Alkoholtitration nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titration 2 ccm.

Puffer (0.2 Mol.)	pH elektrom. gemessen	Aciditätszunahme ccm alk. NaOH 0.085 N.
K.bipht.-NaOH	5.12	0.19
KH ₂ PO ₄ -Na ₂ HPO ₄	5.90	0.42
" "	6.02	0.44
" "	6.60	0.31
" "	7.31	0.11
" "	7.59	0.15

Siehe auch Abb. 6.

Gelatine.

6 ccm Puffer 0.2 Mol., 3 ccm Gelatinelösung 5%, 1 ccm Leberauszug, Temp. 30° C., Zeit 90 Minuten. Alkoholtitration nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titration 2 ccm.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. NaOH 0.085 N.
K.bipht.-NaOH	4.93	0.24
„ „	5.26	0.46
KH ₂ PO ₄ -Na ₂ HPO ₄	5.52	0.51
„ „	6.05	0.40
„ „	6.41	0.20
„ „	6.89	0.31
„ „	7.64	0.29
Na Borat-HCl	8.14	—

Siehe auch Abb. 6.

Pepton (ex alb.).

6 ccm Puffer 0.2 Mol., 3 ccm Peptonlösung 5%, 1 ccm Leberauszug, Temp. 30° C., Zeit 90 Minuten. Alkoholtitration nach WILLSTÄTTER und WALDSCHMIDT-LEITZ, pro Titration 2 ccm. Siehe auch Abb. 6.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. NaOH 0.085 N.
KH ₂ PO ₄ -Na ₂ HPO ₄	5.50	0.25
„ „	6.06	0.39
„ „	6.41	0.29
„ „	6.90	0.14

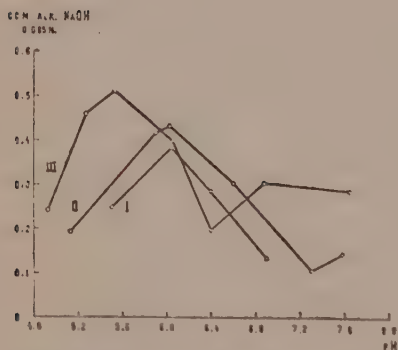


Abb. 6. Spaltung von Casein (II), Gelatine (III) und Pepton (I) durch Leberextrakt und Wasserstoffzahl.

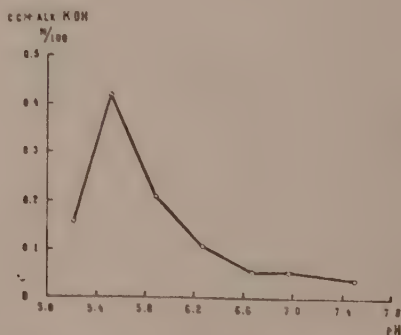


Abb. 7. Spaltung von Chloracetyl-L-tyrosin durch Leberextrakt und Wasserstoffzahl.

b. Carboxypolypeptidase.

1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.3 ccm Leberauszug, 0.5 ccm Chloracetyl-L-tyrosin 2%, Temp. 37.8° C., Zeit 3 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN pro Titration 0.4 ccm. Siehe auch Abb. 7.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. KOH n/100
Phosphat	5.22	0.16
"	5.54	0.42
"	5.90	0.21
"	6.26	0.11
"	6.68	0.06
"	6.98	0.06
"	7.52	0.04

c. Aminopolypeptidase.

1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Leucyldiglycin 2%, 0.3 ccm Leberauszug, Temp. 37.8° C., während 3½ Stunde. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm KOH n/100
Glycocoll-NaOH	6.62	0.06
" "	7.00	0.35
" "	7.38	0.43
" "	8.00	0.99
" "	8.32	1.39
" "	8.52	1.16
" "	8.70	0.82

Siehe auch Abb. 8.

d. Dipeptidase.

1 ccm Puffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Glycylglycin 2%, 0.3 ccm Leberauszug, Temp. 38.1° C., während 3½ Stunde. Titration nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm. Siehe auch Abb. 8.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. KOH n/100
Glycocoll-NaOH	6.67	0.06
" "	7.06	0.27
" "	7.43	0.53
" "	8.03	2.64
" "	8.34	2.71
" "	8.56	1.79

pH-Optima der Magensaftproteinase.

Casein.

3 ccm Puffer 0.2 Mol., 2 ccm Caseinlösung 3%, 1 ccm Magensaft, Temp. 35° C., während 10 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. KOH n/100
K.bipht.-NaOH	5.26	0.23
" "	5.94	0.44
" "	6.27	0.56
" "	6.57	0.62
" "	6.84	0.72
" "	7.60	0.58

Siehe Abb. 9.

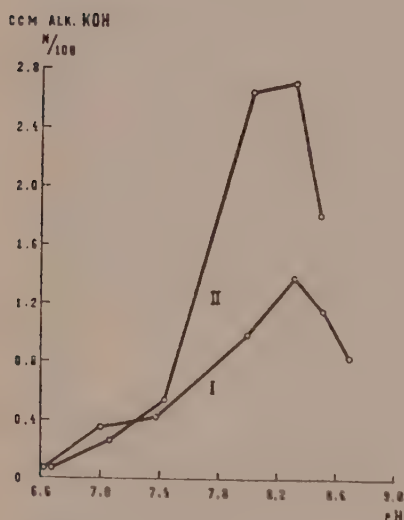


Abb. 8. Spaltung von Leucylglycine(I) und Glycylglycine (II) durch Leberextrakt und Wasserstoffzahl.

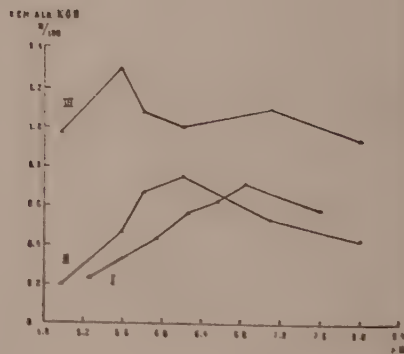


Abb. 9. Spaltung von Casein (I), Gelatine (III) und Pepton (II) durch Magensaft und Wasserstoffzahl.

Gelatine.

3 ccm Puffer 0.2 Mol., 2 ccm Gelatinelösung 5%, 1 ccm Magensaft, Temp. 35° C., während 9 Stunden. Bestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. KOH n/100
K.bipht.-NaOH	4.98	0.98
" "	5.59	1.31
" "	5.81	1.08
" "	6.22	1.01
" "	7.10	1.10
Glycocoll-NaOH	8.10	0.84

Siehe auch Abb. 9.

Pepton.

3 ccm Puffer 0.2 Mol., 2 ccm Peptonlösung 5%, 1 ccm Magensaft, Temp. 35° C., während 8 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm. Siehe auch Abb. 9.

Puffer	pH elektrom. gemessen	Aciditätszuwachs ccm alk. KOH n/100
K.bipht.-NaOH	4.98	0.20
" "	5.59	0.47
" "	5.81	0.68
" "	6.22	0.75
" "	7.10	0.53
Glycocoll-NaOH	8.10	0.43

Aus obenstehenden Tabellen geht hervor, dass der Unterschied in der Lage der pH-Optima zwischen Magensaft und Leberextrakt gering ist.

Auch Carboxypolypeptidasewirkung lässt sich im Magensaft nachweisen:

Verdauungsgemisch: 1 ccm Phosphatpuffer 0.2 Mol., 0.5 ccm Chloracetyltyrosinlösung 2%, 0.3 ccm Magensaft, pH 6.14, Temp. 35° C. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titr. 0.5 ccm.

Blankowert: 4.72 ccm alk. KOH n/100.

Nach 5 Stunden: 5.14 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 0.42 ccm „ „ n/100.

Aminopolypeptidasewirkung ebenfalls vorhanden:

1 ccm Puffer (Glycocoll-NaOH 0.2 Mol.), 0.5 ccm Leucyldiglycin 2%, 0.3 ccm Magensaft, Temp. 35° C, pH 8.14. Bestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Blankobestimmung: 2.96 ccm alk. KOH n/100.

Nach 4 Stunden: 3.71 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 0.75 ccm „ „ n/100.

Dipeptidasewirkung idem:

1 ccm Puffer (Glycocoll-NaOH 0.2 Mol.), 0.5 ccm Glycylglycin 2%, 0.3 ccm Magensaft, Temp. 36° C., pH 8.21. Bestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Blanko: 2.54 ccm alk. KOH n/100.

Nach 5 Stunden: 3.41 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 0.87 ccm „ „ n/100.

Aktivierung der Extrakte.

Versucht wurde, die Glycerinextrakte der beiden Mitteldarmdrüsen mit den für die Wirbeltierproteasen bekannten Aktivatoren zu aktivieren. Als solche kommen die Zookinase und die Enterokinase in Betracht, erstere als Aktivator der Gewebeproteinase, letztere der Pankreasproteinase. Aus den Untersuchungen von WALDSCHMIDT-LEITZ, GRASSMANN u.a. ist hervorgegangen, dass die Zookinase sich völlig durch H_2S und die reduzierte (SH) Form des Glutathions ersetzen lässt, mit der der Aktivator identisch sein soll. Für Enterokinase ist bis jetzt noch kein chemisches Äquivalent gefunden worden.

Für meine Untersuchungen benutzte ich H_2S , Glutathion (SH) und Enterokinase.

Der H_2S wurde aus Schwefeleisen und Salzsäure, die Enterokinase nach den Angaben von WALDSCHMIDT-LEITZ (1923) aus dem Schweinedünndarm hergestellt. Das Glutathion wurde von der Firma Hoffmann und La Roche in Basel bezogen.

Herstellung der Enterokinaselösung:

Von 10 Schweinen wurden die obersten, 1 m langen Stücke des Dünndarmes gesammelt. Nach Auswaschen mit Leitungswasser wurde die Schleimhaut mit einem Objektglas abgeschabt und gewogen (190 gr.). Dieser Brei wurde mit 600 gr. Azeton geschüttelt, nach dreistündigem Stehen filtriert, das Präzipitat nochmals mit der gleichen Menge Azeton behandelt, schliesslich mit 300 gr. Azeton + 300 gr. Äther und mit zweimal 600 gr. Äther. Nach Filtrieren wurde das Pulver an der Luft getrocknet, gemahlen und gesiebt. Das Gewicht des allerfeinsten Pulvers betrug 17 gr., d.h. etwa 9% des Ausgangsmaterials.

Zur Darstellung der Enterokinase wurden 400 mg dieses Darmpulvers während 3 Stunden in 20 ccm 0.05 N. Ammonia eingeweicht, abfiltriert und das Filtrat am Faust-Heimschen Apparat von NH_3 befreit. Nach Hinzufügung von 20 ccm konzentriertem Glycerin wurde die Flüssigkeit für die Versuche benutzt und in der Kälte aufbewahrt.

Die Enterokinaselösung war Erepsinfrei:

1 ccm Puffer (Glycocoll-NaOH), 0.5 ccm Glycylglycin 2%, 0.3 ccm Enterokinaselösung, Temp. 37° C., pH 8.27, Verdauung während 3 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Blankwert: 3.82 ccm alk. KOH n/100.

Nach 3 Stunden: 3.87 ccm „ „ n/100.

Zuwachs: 0.05 ccm „ „ n/100.

Das Präparat ist also Erepsinfrei.

Die Enterokinasewirkung wurde an einem Glycerinextrakt eines frischen Rinderpankreas geprüft:

I.	II.	III.
1 ccm Puffer	1 ccm Puffer	1 ccm Puffer
(K.bipht.-NaOH)	1 ccm Wasser	1 ccm Enterokinase-
1 ccm Wasser	1 ccm Enzymlösung	lösung
1 ccm gekochte		1 ccm Enzymlösung
Enzymlösung		

Obenerwähnte 3 Enzymgemische wurden zur Aktivierung des Enzyms während 30 Minuten in einem Wasserbad von 37° C. belassen und nach dieser Zeit 2 ccm Caseinlösung 3% hinzugefügt. Der pH war 7.93. Verdauung während 45 Minuten bei 37° C. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Aciditätszuwachs in der Mischung II: 0.45 ccm alk. KOH n/100.

Aciditätszuwachs in der Mischung III: 1.83 ccm „ „ n/100.

Nach Enterokinaseeinwirkung war also ein erhöhter Aciditätszuwachs von 1.38 ccm alk. KOH n/100 festzustellen.

Versuche mit H₂S.

A. Leberextrakt.

I.	II.	III.
1 ccm Puffer	1 ccm Puffer	1 ccm Puffer
(K.bipht.-NaOH)	0.5 ccm Leberauszug	0.5 ccm Leberauszug,
0.5 ccm gekochter		durch welchen während
Leberauszug		20 Min. H ₂ S geleitet
		worden ist
1 ccm Caseinlösung 3%	1 ccm Caseinlösung 3%	1 ccm Caseinlösung 3%

Der pH der Verdauungsgemische war 6.91 (elektrometrisch gemessen). Nachdem H₂S durch die Enzymlösung geleitet worden war, wurde neutralisiert und das Substrat hinzugefügt.

Temperatur 37° C., Verdauung während 4 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.4 ccm.

Verdauungsgemisch	H ₂ S durchgeleitet	Aciditätszunahme in 4 Stunden
II	—	0.79 ccm alk. KOH n/100
III	20 Minuten	0.81 ccm „ „ n/100
III	65 Minuten	0.49 ccm „ „ n/100

Es findet also keine Aktivierung statt; längere Durchleitung des H₂S hat eine Herabsetzung der Enzymwirkung zur Folge, vermutlich wegen Schädigung des Enzyms.

B. Pankreasextrakt.

Zur Aktivierung des Pankreasextraktes wurde verfahren wie für den Leberauszug beschrieben worden ist. Temp. 37° C., pH 7.00, Zeit 6 Stunden.

Verdauungsgemisch	H ₂ S durchgeleitet	Aciditätszuwachs in 6 Stunden
II	—	0.07 ccm alk. KOH n/100
III	30 Minuten	0.08 ccm „ „ n/100
III	70 Minuten	0.06 ccm „ „ n/100
III	90 Minuten	0.05 ccm „ „ n/100

Auch der Pankreasextrakt lässt sich nicht mit H₂S aktivieren.

Versuche mit Glutathion (SH).

Wenn man bei Verdauungsversuchen das Glutathion in seiner reduzierten Form behalten will, sind spezielle Vorsichtsmaßnahmen notwendig zur Verhinderung einer Autoxydation dieses Stoffes zur Disulfidform, weil es nur die S-H-form ist welche aktivierend auf die katheptische Proteinase einwirkt ¹⁾. Hierzu wäre es wünschenswert die Versuche bei niedriger Wasserstoffzahl (pH < 4) und völliger Abwesenheit von Cu- und Fe-ionen auszuführen, weil diese Metallionen die Autoxydation stark fördern. Beide Bedingungen konnten in meinen Versuchen nicht erfüllt werden. Erstens bereitet das Arbeiten bei solcher niedriger Wasserstoffzahl zu viel Schwierigkeiten, z.B. durch Ausflockung des Caseins und geringe Wirksamkeit des Enzyms, zweitens dürften die benutzten Extrakte zweifellos reich an Metallionen sein (HENZE, 1901).

¹⁾ Vgl. auch WALDSCHMIDT-LEITZ, SCHARIKOVA und SCHÄFFNER (1933).

Die Versuche wurden also bei pH 6 ausgeführt, die Flüssigkeiten mittels Wasserstoff von Sauerstoff befreit und während der Aktivierung und Verdauung mittels einer Schicht Toluol unter Luftabschluss gehalten.

A. Leberextrakt.

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
1 ccm Leberauszug	1 ccm Leberauszug	1 ccm Leberauszug
1 ccm Glutathion 0.05 Mol.	1 ccm Wasser	1 ccm Glutathion 0.05 Mol.
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm NaOH 1/40 N.
Aktivierung während 75 Min. Temp. 35° C. Zeit der Verdauung 4½ Stunde, pH 6.07	Temp. 35° C., Zeit: 4½ Stunde, pH 6.09	Temp. 35° C., Zeit: 4½ Stunde, pH 6.10
Bestimmung nach W. GRASSMANN	Bestimmung nach W. GRASSMANN	Bestimmung nach W. GRASSMANN
pro Titration 0.5 ccm	pro Titration 0.5 ccm	pro Titration 0.5 ccm
Blankowert: 2.22 ccm	Blankowert: 1.34 ccm	Blankowert: 1.76 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Nach 4½ St.: 2.76 ccm	Nach 4½ St.: 1.80 ccm	Nach 4½ St.: 1.88 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.54 ccm	Zuwachs: 0.46 ccm	Zuwachs: 0.12 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100

Aus den Tabellen geht hervor, dass die Aciditätszunahme nach Einwirkung des Leberextraktes auf Glutathion allein, ziemlich gering ist (Tabelle III); offenbar ist doch ein gewisser Teil der reduzierten Form in die Disulfidform (S-S) übergegangen, weil nach GRASSMANN, DIJCKERHOFF und EIBELER (1930) nur die letzte Form enzymatisch spaltbar ist. Weiter geht hervor, dass der Aciditätszuwachs bei der Caseinverdauung nach Berührung des Enzyms mit Glutathion (Tabelle I) nicht grösser ist als bei Spaltung der beiden Stoffe einzeln (Tab. II und III).

Von einer Aktivierung ist also nicht die Rede.

B. Pankreasextrakt.

I.	II.
4 cmm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt
1 ccm Glutathionlösung 0.05 Mol.	1 ccm Glutathionlösung 0.05 Mol.

I.

2 ccm Caseinlösung 3%
 Aktivierung, während 60 Min. bei
 35° C., Temp. 35° C.
 pH 6.06. Zeit 5 Stunden
 Bestimmung nach W. GRASSMANN
 pro Titration 0.5 ccm
 Blankowert: 3.97 ccm alk. KOH
 n/100
 Nach 5 St.: 4.05 ccm alk KOH
 n/100
 Zuwachs: 0.08 ccm alk KOH n/100

II.

2 ccm NaOH 1/40 N
 Temp. 35° C., pH 6.08
 Bestimmung nach W. GRASSMANN
 pro Titration 0.5 ccm
 Blankowert: 3.56 ccm alk. KOH
 n/100
 Nach 5 St.: 3.57 ccm alk. KOH
 n/100
 Zuwachs: 0.01 ccm alk. KOH n/100

Der Pankreasauszug lässt sich also nicht mit Glutathion (S-H) aktivieren; der geringe Aciditätszuwachs (Tab. I) ist die Folge der Einwirkung des Enzyms auf Casein allein (Siehe auch Versuche mit H₂S).

Schliesslich liess ich beide Extrakte auf Glutathion einwirken ohne vorheriger Befreiung der Verdauungsgemische von Sauerstoff.

I.

4 ccm Puffer
 (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
 1 ccm Leberextrakt
 1 ccm Glutathion 0.05 Mol.
 2 ccm NaOH 1/40 N
 pH 6.10. Temp. 35° C.
 Verdauung während 5 Stunden
 Bestimmung nach W. GRASSMANN
 pro Titration 0.5 ccm
 Blankowert: 2.31 ccm alk. KOH
 n/100
 Nach 5 St.: 2.95 ccm alk. KOH
 n/100
 Ac. Zunahme: 0.64 ccm alk. KOH
 n/100

II.

4 ccm Puffer
 (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
 1 ccm Pankreasextrakt
 1 ccm Glutathion 0.05 Mol.
 2 ccm NaOH 1/40 N
 pH 6.08. Temp. 35° C.
 Während 5 Stunden
 Bestimmung nach W. GRASSMANN
 pro Titration 0.5 ccm
 Blankowert: 2.20 ccm alk. KOH
 n/100
 Nach 5 St.: 2.41 ccm alk. KOH
 n/100
 Ac. Zunahme: 0.21 ccm alk. KOH
 n/100

Das Glutathion ist also, offenbar nach seiner Autoxydation, gut spaltbar geworden und wenn wir weiter mit GRASSMANN, DIJCKERHOFF und EIBELER (1930) annehmen dürfen, dass es die Carboxypolypeptidase ist, welche die erwähnte Spaltung verursacht, so wird die grössere Wirksamkeit des Leberauszuges, verglichen mit der des Pankreasauszuges auf Glutathion deutlich; nach Analogie wenigstens mit dem Verhalten beider Extrakte auf Chloracetyl-l-tyrosin.

Versuche mit Enterokinase.

A. Leberextrakt.

I.	II.	III.
2 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	2 ccm Puffer	2 ccm Puffer
1 ccm gekochter Leberextrakt	1 ccm Leberextrakt	1 ccm Leberextrakt
+ 1 ccm Wasser	+ 1 ccm Wasser	+ 1 ccm Enterokinase- lösung

Nach einstündigem Stehen im Wasserbad bei 37° C., wurde jedem Gemisch 2 ccm Caseinlösung 3% hinzugefügt. Der pH war 6.84. Verdauung während 3 Stunden bei 37° C. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN, pro Titration 0.5 ccm.

Aciditätszuwachs in der Mischung II: 0.69 ccm alk. KOH n/100

Aciditätszuwachs in der Mischung III: 0.71 ccm alk. KOH n/100

Der Leberextrakt lässt sich also nicht mit Enterokinase aktivieren.

B. Pankreasextrakt.

I.	II.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt
1 ccm Wasser	1 ccm Enterokinase- lösung
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%
pH 6.78. Temp. 35° C.	pH 6.79. Temp. 35° C.
Zeit 5 Stunden. Mikrotitration nach W. GRASSMANN	Zeit 5 Stunden. Mikrotitration nach W. GRASSMANN
pro Titration 0.5 ccm	pro Titration 0.5 ccm
Blankowert: 2.47 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.51 ccm alk. KOH n/100
Nach 5 St.: 2.56 ccm alk. KOH n/100	Nach 5 St.: 3.33 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.09 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.82 ccm alk. KOH n/100

Der Pankreasextrakt lässt sich also gut mit Enterokinase aktivieren; die Caseinverdauung ist nach Hinzufügung der Enterokinase viel ausgiebiger als ohne Aktivator. Die Enterokinase-
lösung allein hatte keine Wirkung auf Casein (Aciditätszuwachs in 5 Stunden 0.03 ccm alk. KOH n/100).

Von den geprüften Extrakten lässt sich also nur der Pankreas-
extrakt aktivieren und zwar ausschliesslich durch Enterokinase. Dieses spricht dafür, dass die Pankreasproteinase von Sepia mit der Pankreasproteinase der Wirbeltiere und nicht mit der Pro-
teinase aus den Geweben vergleichbar ist.

Es lag nun nahe an das Vorkommen eines natürlichen Akti-

vators bei Sepia zu denken und falls diese Meinung zutrifft, zu untersuchen an welcher Stelle die Kinase sich findet. Zuerst wurde an die Möglichkeit gedacht, dass vielleicht von der Leber ein derartiger Stoff abgesondert würde, weil ja die Sekretionsprodukte der beiden Drüsen sich höchstwahrscheinlich vermischen bevor sie ins Coecum gelangen.

I.	II.	III.
3 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	3 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	3 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
1 ccm Leberextrakt	1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Leberextrakt
1 ccm Wasser	1 ccm Wasser	1 ccm Pankreasextrakt
1 ccm Caseinlösung 5%	1 ccm Caseinlösung 5%	1 ccm Caseinlösung 5%
pH 6.84, Temp. 35° C., Während 6 Stunden, Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN pro Titration 0.5 ccm	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
Blankowert: 2.36 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.21 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.30 ccm alk. KOH n/100
Nach 6 St.: 2.84 ccm alk. KOH n/100	Nach 6 St.: 2.29 ccm alk. KOH n/100	Nach 6 St.: 2.83 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.48 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.08 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.53 ccm alk. KOH n/100

Aus obenstehenden Tabellen geht deutlich hervor, dass die Caseinverdauung durch eine Mischung des Leber- und Pankreasextraktes (Tab. III) nicht grösser ist als die Summe der Spaltungen durch jeden Extrakt für sich (Tab. I und II). Der Pankreasextrakt wird also nicht vom Leberextrakt aktiviert.

Wenn also bei Sepia wirklich eine Aktivierung in vivo stattfinden sollte, so wird diese im Darmselbst geschehen und die verschiedenen Darmteile (Magen, Coecum, Darm) wurden daher auf das Vorkommen einer Kinase geprüft. Dazu wurden Extrakte der erwähnten Darmteile eines frischen Exemplares von Sepia hergestellt und ihre Wirkung auf Leber- und Pankreasextrakt geprüft.

A. Magenwandextrakt.

1. Einfluss auf den Leberauszug:

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
1 ccm Leberextrakt	1 ccm Leberextrakt	1 ccm Magenwand- extrakt
	1 ccm Wasser	

I.	II.	III.
1 ccm Magenwand- extrakt ¹⁾		1 ccm Wasser
2 ccm Casein 3%	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
pH 6.47, Temp. 35° C., Zeit 4 Stunden. Be- stimmung nach. W.		
GRASSMANN		
pro Titration 0.5 ccm		
Blankowert: 2.84 ccm	Blankowert: 2.37 ccm	Blankowert: 1.83 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Nach 4 St.: 3.10 ccm	Nach 4 St.: 2.65 ccm	Nach 4 St.: 1.85 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.26 ccm	Zuwachs: 0.28 ccm	Zuwachs: 0.02 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100

Die Caseinspaltung wird also nicht erhöht nach Mischung des Leberextraktes mit einem Extrakt der Magenwand. Der Magenwandextrakt selbst spaltet keine Eiweisskörper.

2. Einfluss auf den Pankreasauszug:

I.	II.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt
2 ccm Casein 3%	2 ccm Casein 3%
1 ccm Magenwandextrakt ²⁾	1 ccm Wasser
pH 6.42, Temp. 35° C., Zeit:	Weiter wie unter I.
4 Stunden. Mikrobestimmung nach W. GRASSMANN	
pro Titration 0.5 ccm	
Blankowert: 2.28 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.31 ccm alk. KOH n/100
Nach 4 St.: 2.36 ccm alk. KOH n/100	Nach 4 St.: 2.39 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.08 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.08 ccm alk. KOH n/100

Auch der Pankreasextrakt wird in seiner Wirkung auf Casein nicht durch den Magenwandextrakt beeinflusst.

¹⁾ Aktivierung während 45 Min. bei 35° C.

²⁾ Aktivierung während 60 Min. bei 35° C.

B. Coecumwandextrakt.

1. Einfluss auf den Leberextrakt.

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer K.bipht.-NaOH)
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%
1 ccm Leberextrakt	1 ccm Leberextrakt	1 ccm Coecumwand- extrakt
1 ccm Coecumwand- extrakt ¹⁾	1 ccm Wasser	1 ccm Wasser
pH 6.47, Temp. 35° C., Zeit 3½ Stunde, Tita- tion nach W. GRASS- MANN	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
pro Titration 0.5 ccm		
Blankowert: 2.44 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.37 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 1.79 ccm alk. KOH n/100
Nach 3½ St.: 2.66 ccm alk. KOH n/100	Nach 3½ St.: 2.59 ccm alk. KOH n/100	Nach 3½ St.: 1.80 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.22 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.22 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.01 ccm alk. KOH n/100

Aus den Tabellen I und II geht hervor, dass die Casein-
spaltung durch Leberextrakt nicht vom Coecumwandextrakt
beeinflusst wird. Der Coecumwandextrakt selbst enthält keine
Proteinase.

2. Einfluss auf den Pankreasextrakt:

I.	II.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
2 ccm Casein 3%	2 ccm Casein 3%
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt
1 ccm Coecumwandextrakt ¹⁾	1 ccm Wasser
pH 6.43, Temp. 35° C., Zeit: 4 Stunden. Bestimmung nach W. GRASSMANN	Weiter wie unter I
pro Titration 0.5 ccm	
Blankowert: 2.34 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 1.94 ccm alk. KOH n/100
Nach 4 St.: 2.95 ccm alk. KOH n/100	Nach 4 St.: 2.01 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.61 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.07 ccm alk. KOH n/100

¹⁾ Aktivierung während 60 Min. bei 35° C.

Der Coocumwandextrakt hat also einen deutlich aktivierenden Einfluss auf den Pankreasextrakt.

C. Darmwandextrakt.

1. Einfluss auf den Leberextrakt:

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%
1 ccm Leberextrakt	1 ccm Leberextrakt	1 ccm Darmwand- extrakt
1 ccm Darmwand- extrakt ¹⁾	1 ccm Wasser	1 ccm Wasser
pH 6.46, Temp. 35° C., Zeit 4 Stunden. Tita- tion nach W. GRASS- MANN	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
pro Titration 0.5 ccm		
Blankowert: 2.56 ccm	Blankowert: 2.28 ccm	Blankowert: 1.84 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Nach 4 St.: 2.83 ccm	Nach 4 St.: 2.56 ccm	Nach 4 St.: 1.87 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.27 ccm	Zuwachs 0.28 ccm	Zuwachs: 0.03 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100

Der Darmwandextrakt, welcher keine Proteinase enthält, ist nicht zur Aktivierung des Leberauszuges imstande.

2. Einfluss auf den Pankreasextrakt:

I.	II.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt
1 ccm Darmwandextrakt	1 ccm Wasser
pH 6.45, Temp. 35° C., Zeit: 3½ Stunde. Bestimmung nach W. GRASSMANN	Weiter wie unter I
pro Titration 0.5 ccm	
Blankowert: 2.24 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 1.90 ccm alk. KOH n/100
Nach 3½ St.: 2.33 ccm alk. KOH n/100	Nach 3½ St.: 1.97 ccm alk. KOH n/100
Zunahme: 0.09 ccm alk. KOH n/100	Zunahme: 0.07 ccm alk. KOH n/100

Auch der Pankreasextrakt lässt sich nicht vom Darmwand-
auszug aktivieren.

¹⁾ Aktivation während 60 Min. bei 35° C.

Aus den obenerwähnten Versuchen geht hervor, dass die Caseinspaltung durch Pankreasextrakt allein nicht nennenswert ist, nach seiner Aktivierung durch einen Auszug der Coecumwand aber verläuft sie glatt.

Geprüft wurde, in wie weit die Verdauung von Pepton und Chloracetyl-l-tyrosin vom erwähnten Coecumwandauszug beeinflusst wird:

A. Spaltung von Pepton.

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH 0.2 Mol.)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer
2 ccm Pepton- lösung 5%	2 ccm Pepton- lösung 5%	2 ccm Pepton- lösung 5%
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Coecumwand- extrakt
1 ccm Coecumwand- extrakt ¹⁾	1 ccm Wasser	1 ccm Wasser
pH 6.25, Temp. 35° C., Zeit 3½ Stunde, Be- stimmung nach W. GRASSMANN	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
pro Titration 0.5 ccm		
Blankowert: 3.25 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.95 ccm alk. KOH n/100	Blankowert: 2.53 ccm alk. KOH n/100
Nach 3½ St.: 4.04 ccm alk. KOH n/100	Nach 3½ St.: 3.06 ccm alk. KOH n/100	Nach 3½ St.: 2.60 ccm alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.79 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.11 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.07 ccm alk. KOH n/100

Aus obenstehenden Tabellen geht deutlich hervor, dass Pepton vom Pankreasextrakt nur wenig gespalten wird, während nach Aktivierung desselben mit dem Coecumwandauszug eine deutliche Spaltung konstatiert werden kann.

B. Spaltung von Chloracetyl-l-tyrosin.

I.	II.	III.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
1 ccm Chloracetyl-l- tyrosinlösung 2%	1 ccm Chloracetyl-l- tyrosinlösung 2%	1 ccm Chloracetyl-l- tyrosinlösung 2%
1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Pankreasextrakt	1 ccm Coecumwand- auszug
1 ccm Coecumwand- auszug ¹⁾	1 ccm Wasser	1 ccm Wasser

¹⁾ Aktivierung während 30 Min. bei 30° C.

I.	II.	III.
pH 5.64, Temp. 35° C., Zeit 4 Stunden. Be- stimmung nach W. GRASSMANN	Weiter wie unter I	Weiter wie unter I und II
pro Titration 0.5 ccm		
Blankowert: 3.57 ccm	Blankowert: 3.04 ccm	Blankowert: 2.60 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Nach 4 St.: 4.22 ccm	Nach 4 St.: 3.14 ccm	Nach 4 St.: 2.60 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100
Zuwachs: 0.65 ccm	Zuwachs: 0.10 ccm	Zuwachs: 0.00 ccm
alk. KOH n/100	alk. KOH n/100	alk. KOH n/100

Also auch die Chloracetyl-l-tyrosinspaltung wird vom Coecumwandauszug stark gefördert.

Aus obenerwähnten Versuchen kann man also schliessen, dass im Pankreas von Sepia die Proteinase und die Carboxypolypeptidase sich in fast inaktiver Form vorfinden, was aus der Tatsache hervorgeht, dass Casein fast gar nicht, Pepton und Chloracetyl-l-tyrosin schlecht gespalten wird. Genannte Substrate werden aber nach Aktivierung des Pankreasextraktes mit einem Auszug der Coecumwand gut gespalten. Aus den Versuchen geht hervor, dass dieser Coecumwandauszug nur Kinase enthält und kein Enzym.

Der natürliche Aktivator bei Sepia liess sich ersetzen durch Enterokinase, nicht durch Glutathion und H₂S, und es ist also wahrscheinlich, dass die Sepia-kinase mit Enterokinase identisch ist.

Ausserdem gelang es, Wirbeltierproteinase mit Sepiakinase zu aktivieren:

I.	II.
4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)	4 ccm Puffer (K.bipht.-NaOH)
2 ccm Caseinlösung 3%	2 ccm Caseinlösung 3%
1 ccm Rinderpankreasextrakt	1 ccm Rinderpankreasextrakt
1 ccm Coecumwandauszug	1 ccm Wasser
pH 7.62, Temp. 35° C., Zeit:	pH 7.64, Temp. 35° C., Zeit:
60 Minuten. Nach W. GRASSMANN,	60 Minuten. Nach W. GRASSMANN,
pro Titration 0.5 ccm	pro Titration 0.5 ccm
Blankowert: 3.62 ccm alk. KOH	Blankowert: 3.55 ccm alk. KOH
n/100	n/100
Nach 60 Min.: 5.00 ccm alk. KOH	Nach 60 Min.: 3.75 ccm alk. KOH
n/100	n/100
Zuwachs: 1.38 ccm alk. KOH n/100	Zuwachs: 0.20 ccm alk. KOH n/100

Also deutliche Aktivierung der Pankreasproteinase des Rindes mit der Kinase von *Sepia*. Es liegt nun auch nahe an eine Identität der Pankreasproteinase von *Sepia* mit der Pankreasproteinase der Wirbeltiere, dagegen nicht mit der Proteinase aus Geweben oder aus Hefe zu denken.

Schliesslich wurden einige Autolyseversuche mit den Drüsenextrakten und dem Magensaft angestellt:

Verdauungsgemisch: 3 ccm Puffer, 1 ccm Drüsenextrakt, b.z.w. Magensaft, pro Titration 0.5 ccm nach W. GRASSMANN. Temp. 35° C., Zeit 6 Stunden.

Puffer	Magensaft		Leberextrakt		Pankreasextrakt	
	pH	Ac. Zuwachs (ccm alk. KOH n/100)	pH	Ac. Zuwachs (ccm alk. KOH n/100)	pH	Ac. Zuwachs (ccm alk. KOH n/100)
K ₂ bipht.-NaOH	4.46	0.01	4.52	0.03	4.53	0.04
" "	5.07	0.03	5.10	0.04	5.11	0.04
" "	5.58	0.03	5.61	0.03	5.58	0.03
" "	5.93	0.02	6.00	0.05	5.97	0.05
" "	6.47	0.04	6.52	0.04	6.48	0.03
KH ₂ PO ₄ -Na ₂ HPO ₄	7.23	0.05	7.31	0.04	7.29	0.05
" "	7.86	0.03	7.88	0.06	7.83	0.06
Glycocoll.-NaOH	8.31	0.06	8.36	0.05	8.34	0.05
" "	8.73	0.06	8.81	0.03	8.76	0.06
" "	9.22	0.07	9.25	0.06	9.19	0.05
" "	10.12	0.07	10.10	0.07	10.08	0.06

Aus der Tabelle geht hervor, dass sich weder im Magensaft noch in den Extrakten der Mitteldarmdrüsen nennenswerte Autolyse nachweisen lässt. Von einem bestimmten Autolyse-Optimum ist also nicht die Rede (vgl. SHINODA, 1928).

C. Labwirkung.

Das Vorhandensein eines Labfermentes bei *Sepia officinalis* ist von J. SELLIER (1907) erwähnt worden. Mit reinem Magensaft von *Sepia* und *Loligo* konnte dieser Forscher keine Gerinnung frischer Kuhmilch hervorrufen, aber nach „Sensibilisierung“ der Milch mit Kohlensäure oder Calciumchlorid trat Gerinnung ein.

Mit Leberextrakten von *Sepia* und *Loligo* trat immer spontane Gerinnung ein.

Leberextrakt von *Eledone* soll nach COHNHEIM (1902) eine deutliche Labwirkung aufweisen, während BOURQUELOT (1882, 1885) das Vorhandensein eines Labfermentes bei *Octopus* verneint.

Eigene Untersuchungen:

Die Labwirkung wurde studiert nach der Methode von MICHAELIS und ROTHSTEIN (1920).

Leberextrakt, Temp. 21° C.

Röhrchen	ccm Extrakt	Labungszeit
1	1 ccm	3 Min. 50 Sek.
2	$\frac{1}{2}$ ccm	9 Min. 40 Sek.
3	$\frac{1}{4}$ ccm	24 Min.
4	$\frac{1}{8}$ ccm	56 Min.
5	$\frac{1}{16}$ ccm	99 Min.

Der Pankreasextrakt hat keine Labwirkung, denn nach 24 Stunden war im Röhrchen mit der höchsten Enzymkonzentration noch keine Gerinnung eingetreten. Kontrollversuche mit gekochtem Leberextrakt hatten negatives Ergebnis. Das Fehlen einer Labwirkung im Pankreasextrakt lässt sich vielleicht durch die Tatsache erklären, dass die Proteinase inaktiv ist.

Die biologische Bedeutung der Labwirkung ist nicht klar.

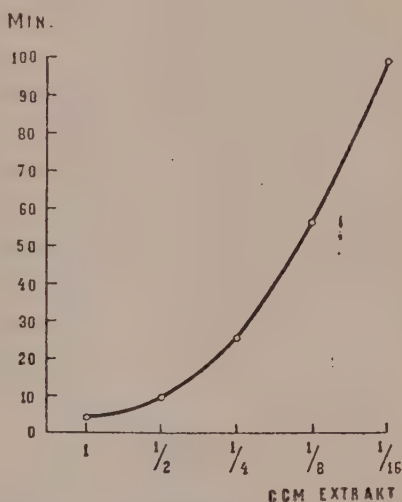


Abb. 10. Labwirkung des Leberextraktes von *Sepia officinalis*. Enzymkonzentration und Labungszeit.

D. Karbohydrasen.

Die Kohlehydratverdauung bei Cephalopoden ist von mehreren Forschern studiert worden. Schon LÉON FREDERICQ (1878)

erwähnt eine Stärkespaltung durch Leberextrakt von *Octopus vulgaris*, während JOUSSET DE BELLESME (1879) nach 24-stündiger Einwirkung eines aus den Leberausführungsgängen aufgefangenen Saftes auf rohe Stärke, keine Zuckerbildung konstatieren konnte (*Octopus vulgaris*).

KRUKENBERG (1882) fand den Magensaft von *Sepiola*, *Sepia* und *Eledone* sehr gut diastatisch wirksam, gleichwie Mitteldarmdrüsenextrakte genannter Tierarten.

Auch VIGELIUS (1883) konnte in Alkoholextrakten der Leber von *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*, *Octopus* und *Eledone* eine Diastase nachweisen.

Ausführliche Versuche stellte BOURQUELOT (1882, 1885) an bei *Sepia* und *Octopus*. Rohe Stärke wurde von den Mitteldarmdrüsenextrakten dieser Tiere gar nicht verdaut, wohl aber gebrühte Stärke (76–77° C.). Weiter ergab sich, dass weder Saccharose, noch Inulin, noch Salicin verdaut wurden.

Auch BOURQUELOT erwähnt schon, dass die Stärke- oder Glycogenspaltung nicht weiter als Maltose geht.

Auch VICTOR HENRY (1903) konnte bei *Octopus* und *Sepia* eine Amylase im Lebersafte nachweisen.

FALLOISE (1905–1906) schliesst sich den Angaben von BOURQUELOT an. Die Amylolyse wurde nach Hinzufügung von Darmextrakt nicht erhöht.

Nach P. KRÜGER (1929) soll der Magensaft von *Octopus* Saccharose spalten und Glyzerinextrakte von Trockenpulver der Octopusleber auch Maltose und zwar optimal bei pH 5.4. Das Optimum der Stärkespaltung durch Leberextrakte von *Sepia* fand sich bei pH 5.8. (Polarimetrische Methode, Phosphatpuffer).

Eigene Untersuchungen:

Versuche wurden angestellt mit *Sepia officinalis* (Magensaft, Mitteldarmdrüsenextrakte), *Loligo vulgaris* (Magensaft), *Eledone* (Extrakt des „Hepatopankreas“), während der gebildete Zucker nach BERTRAND-SCHOORL (1915) bestimmt wurde.

Folgende Substrate wurden gewählt:

Glycogen puriss. (Merck).

Amylum solubile (Kahlbaum).

Laktose puriss.

Maltose puriss.

Saccharose puriss.

A. *Sepia officinalis*.

1. Magensaft.

a. Verdauung von Stärke

10 ccm Stärkelösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(K.bipht.-NaOH)

1 ccm Magensaft

Temp. 35° C., während 2 Stunden

pH 6.14, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.27 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 2 St.: 11.64 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 1.63 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

b. Verdauung von Glycogen

10 ccm Glycogenlösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(KH₂PO₄-NaOH)

1 ccm Magensaft

Temp. 24° C., während 17 Stunden

pH 6.71, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.56 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 17 St.: 10.52 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 3.04 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

Also Stärke und Glycogen werden vom Magensaft gut gespalten; eine Amylase ist also vorhanden und es fragt sich, ob sie aus der Leber oder aus dem Pankreas oder vielleicht aus beiden Drüsen stammt.

2. Leberextrakt:

a. Verdauung von Stärke

10 ccm Stärkelösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(K.bipht.-NaOH)

1 ccm Leberextrakt

Temp. 20° C., während 19 Stunden

pH 5.96, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.27 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 19 St.: 10.16 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 3.11 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

b. Verdauung von Glycogen

10 ccm Glycogenlösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(K.bipht.-NaOH)

1 ccm Leberextrakt

Temp. 24° C., während 18 Stunden

pH 5.54, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.52 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 18 St.: 11.62 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 1.90 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

3. Pankreasextrakt:

a. Verdauung von Stärke

10 ccm Stärkelösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(KH₂PO₄-NaOH)

1 ccm Pankreasextrakt

Temp. 20° C., während 18 Stunden

pH 6.71, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.70 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 18 St.: 11.70 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 2.00 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

b. Verdauung von Glykogen

10 ccm Glykogenlösung 1%

5 ccm Puffer 0.2 Mol.

(K.bipht.-NaOH)

1 ccm Pankreasextrakt

Temp. 24° C., während 17 Stunden

pH 6.14, pro Titration 10 ccm

Blankwert: 13.60 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NNach 17 St.: 9.50 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 NDifferenz: 4.10 ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N

Stärke oder Glycogen werden also vom Leberextrakt wie vom Pankreasextrakt verdaut; das amylolytische Ferment des Magensaftes stammt also aus den beiden Drüsen.

Verdauung von Disacchariden durch Magensaft.

1. Spaltung von Maltose:

10 ccm Maltoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 24° C., während 17 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 8.98 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 8.98 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 17 St.: 8.97 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 17 St.: 9.00 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 0.01 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: -0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Maltose wird also nicht verdaut; eine Maltose fehlt im Magensaft.

2. Spaltung von Saccharose:

10 ccm Saccharoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 24° C., während 18 Stunden, pro Titration 10 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 14.03 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 14.03 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 18 St.: 14.08 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 18 St.: 14.01 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: -0.05 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Kein Reduktionszuwachs; eine Saccharase fehlt also.

3. Spaltung von Laktose:

10 ccm Laktoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 24° C., während 17 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 7.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 7.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 17 St.: 7.46 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 17 St.: 7.50 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: -0.04 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: -0.08 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Auch eine Laktase fehlt im Magensaft.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass die einzige, sich im Magensaft findende Karbohydrase eine Amylase ist. Das Glycogen der Beute wird im Magen also nicht weiter als zu Maltose gespalten. Ausserdem gelang es, nach Einwirkung des Magensaftes auf Glycogen, mit der Phenylhydrazinprobe schöne Maltosazonkristalle zu bekommen und es liess sich keine Spur von Glukose nachweisen.

Es bestand immer noch die Möglichkeit, dass die im Magen

gebildete Maltose im Darne weiter gespalten werden würde. Es wurde daher an Glycerinextrakten aus der Darmwand untersucht, ob eine Maltase in der Darmwand vorkommt.

10 ccm Maltoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Darmwandauszug. Temp. 24° C., während 18 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 8.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 8.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 18 St.: 8.38 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 18 St.: 8.44 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 0.04 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: —0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Keine Reduktionszunahme, also auch in der Darmwand fehlt eine Maltase; die Glycogenspaltung im Darmkanal von Sepia geht nicht weiter als bis zur Bildung von Maltose.

B. *Loligo vulgaris*.

Magensaft.

1. Verdauung von Stärke:

10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 22° C., während 6 Stunden, pro Titration 10 ccm.

a. Bei pH 6.14 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.80 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 13.20 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 13.20 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 6 St.: 9.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 6 St.: 9.86 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 3.78 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 3.34 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Im Magensaft von *Loligo* kommt eine Amylase vor.

2. Verdauung von Maltose:

10 ccm Maltoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 22° C., während 7 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.54 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.80 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 7.92 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 7.92 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 7 St.: 7.90 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 7 St.: 7.91 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 0.01 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Keine Reduktionszunahme; im Magensaft von *Loligo* fehlt eine Maltase.

3. Verdauung von Saccharose:

10 ccm Saccharoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 22° C., während 8 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 13.22 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 13.22 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 8 St.: 13.24 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 8 St.: 13.20 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: —0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 0.02 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Keine Reduktionszunahme; auch eine Saccharase fehlt.

Der Magensaft von *Loligo* stimmt also in dieser Hinsicht mit dem Magensaft von *Sepia* überein; die einzige Karbohydrase ist eine Amylase.

C. *Eledone cirrhosa*.

Glyzerinauszug vom „Hepatopankreas“.

1. Verdauung von Stärke:

10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Drüsenextrakt.
Temp. 25° C., während 16 Stunden, pro Titration 10 ccm.

a. Bei pH 5.96 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.48 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 13.20 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 13.20 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 16 St.: 7.34 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 16 St.: 7.98 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 5.86 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 5.22 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Im Mitteldarmdrüsenextrakt von *Eledone* kommt eine Amylase vor.

2. Verdauung von Maltose:

10 ccm Maltoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Drüsenextrakt.
Temp. 25° C., während 17 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 5.54 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.80 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 8.07 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 8.07 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 17 St.: 7.54 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 17 St.: 7.62 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: 0.53 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 0.45 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Deutliche Reduktionszunahme; es lässt sich also eine Maltase im Drüsenextrakt von *Eledone* nachweisen.

3. Verdauung von Saccharose:

10 ccm Saccharoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Drüsenextrakt.
Temp. 25° C., während 16 Stunden, pro Titration 5 ccm.

Bei pH 7.10 (KH ₂ PO ₄ -NaOH).
Blankowert: 13.12 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N.
Nach 16 St.: 12.80 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N.
Differenz: 0.32 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N.

Auch eine Saccharase ist vorhanden.

4. Verdauung von Laktose:

10 ccm Laktoselösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Drüsenextrakt.
Temp. 25° C., während 17 Stunden, pro Titration 5 ccm.

a. Bei pH 6.14 (K.bipht.-NaOH)	b. Bei pH 7.80 (KH ₂ PO ₄ -NaOH)
Blankowert: 6.45 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Blankowert: 6.45 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Nach 17 St.: 6.52 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Nach 17 St.: 6.42 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N
Differenz: -0.07 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N	Differenz: 0.03 ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N

Keine Reduktionszunahme; eine Laktase fehlt also.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass bei den verwendeten zehntarmigen Cephalopoden (*Sepia*, *Loligo*) das einzige Kohlehydratspaltende Enzym eine Amylase ist, während sich bei einer achtarmigen Art (*Eledone*) neben Amylase auch Disaccharasen aufweisen lassen.

pH-Optima der Karbohydrasen.

Sepia officinalis. Verdauung von Stärke durch Magensaft.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 20° C., während 18 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	1.09
" "	5.96	1.47
" "	6.14	1.63
KH ₂ PO ₄ -NaOH	6.26	1.95
" "	6.71	2.11
" "	7.10	2.10
" "	7.48	2.03
" "	7.80	1.99

Siehe auch Abb. 11.

Das pH-Optimum für die Stärkespaltung durch Magensaft von *Sepia* ist breit und liegt zwischen pH 6.70 und pH 7.10, also bei neutraler Reaktion.

Verdauung von Stärke durch Pankreasextrakt.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Stärkelösung, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Pankreasextrakt. Temp. 20° C., während 18 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	1.52
" "	5.96	1.64
" "	6.14	1.76
KH ₂ PO ₄ -NaOH	6.26	1.88
" "	6.71	2.00
" "	7.10	1.80
" "	7.48	1.72
" "	7.80	1.48

Siehe Abb. 11.

Das pH-Optimum für die Stärkespaltung durch Pankreasextrakt liegt bei pH 6.71.

Verdauung von Stärke durch Leberextrakt.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Leberextrakt. Temp. 20° C., während 19 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	2.07
" "	5.96	3.11
" "	6.14	3.31
KH_2PO_4 -NaOH	6.26	3.27
" "	6.71	3.44
" "	7.10	3.52
" "	7.48	3.33
" "	7.80	3.00

Siehe Abb. 11.

Das pH-Optimum für die Stärkespaltung durch Leberextrakt liegt bei pH 7.10.

Verdauung von Glycogen durch Magensaft.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Glycogenlösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 24° C., während 17 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	2.04
" "	5.96	2.44
" "	6.14	2.78
KH_2PO_4 -NaOH	6.26	2.90
" "	6.71	3.04
" "	7.10	3.06
" "	7.48	2.75
" "	7.80	2.39

Siehe Abb. 12.

Das pH-Optimum für die Glycogenspaltung durch Magensaft liegt bei pH 7.10.

Verdauung von Glycogen durch Leberextrakt.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Glycogenlösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Leberextrakt. Temp. 24° C., während 17 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	1.90
„ „	5.96	3.46
„ „	6.14	3.66
KH_2PO_4 -NaOH	6.26	3.72
„ „	6.71	3.44
„ „	7.10	3.40
„ „	7.48	3.11
„ „	7.80	2.88

Siehe Abb. 12.

Das pH-Optimum für die Glycogenspaltung durch Leberextrakt liegt bei pH 6.26.

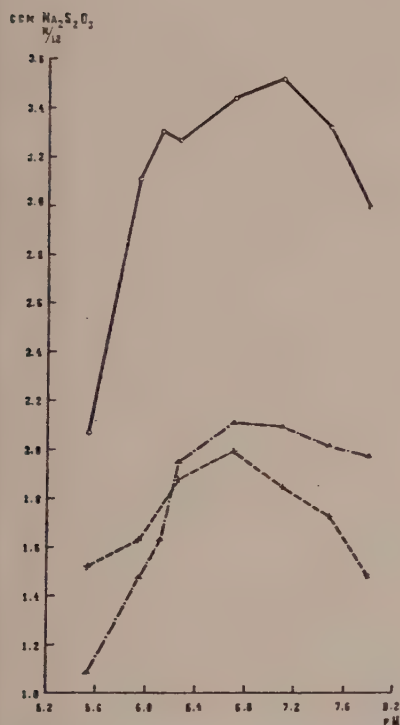


Abb. 11. *Sepia officinalis*. Spaltung von Stärke durch Magensaft (---▲---), Leberextrakt (—○—) und Pankreasextrakt (---×---) und Wasserstoffzahl.

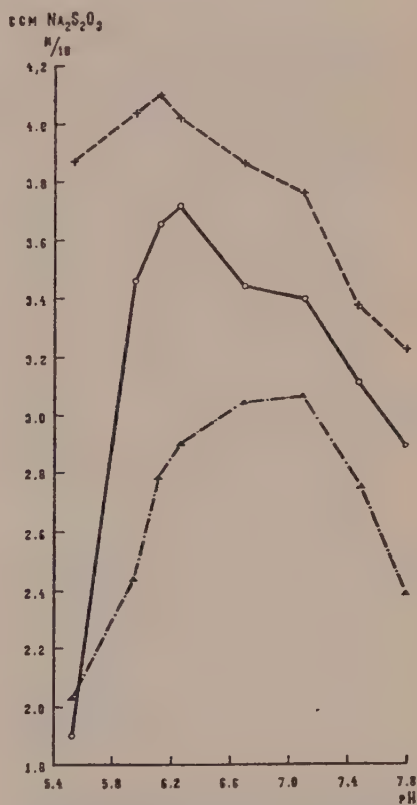


Abb. 12. *Sepia officinalis*. Verdauung von Glycogen durch Magensaft (---▲---), Leberextrakt (—○—) und Pankreasextrakt (---×---) und Wasserstoffzahl.

Verdauung von Glycogen durch Pankreasextrakt.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Glycogenlösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Pankreasextrakt. Temp. 24° C., während 17 Stunden pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	3.87
" "	5.96	4.04
" "	6.14	4.10
KH ₂ PO ₄ -NaOH	6.26	4.02
" "	6.71	3.88
" "	7.10	3.76
" "	7.48	3.38
" "	7.80	3.22

Siehe Abb. 12.

Das pH-Optimum für die Glycogenspaltung durch Pankreasextrakt liegt bei pH 6.14; also bei ziemlich saurer Reaktion.

Vergleichen wir Abb. 11 und 12 miteinander, so zeigt sich, dass die Stärke vom Leberextrakt besser gespalten wird als vom Pankreasextrakt, bei Glycogen aber liegen die Dinge umgekehrt. Dies würde auf einen qualitativen Unterschied zwischen Leber- und Pankreasamylase hinweisen können im Sinne einer β - und α -Amylase.

Ioligo vulgaris. Verdauung von Stärke durch Magensaft.

Verdauungsgemisch: 10 ccm Stärkelösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 22° C., während 17 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	4.82
" "	5.96	4.94
" "	6.14	5.00
KH ₂ PO ₄ -NaOH	6.26	5.02
" "	6.71	4.92
" "	7.10	4.64
" "	7.48	4.38
" "	7.80	4.28

Siehe Abb. 13.

Das pH-Optimum für die Stärkespaltung durch Magensaft liegt bei pH 6.26.

Verdauung von Glycogen durch Magensaft:

Verdauungsgemisch: 10 ccm Glycogenlösung 1%, 5 ccm Puffer 0.2 Mol., 1 ccm Magensaft. Temp. 22° C., während 18 Stunden, pro Titration 10 ccm.

Puffer	pH	Reduktionszunahme (ccm Na ₂ S ₂ O ₃ 0.1 N)
K.bipht.-NaOH	5.54	4.18
„ „	5.96	4.48
„ „	6.14	4.09
KH ₂ PO ₄ -NaOH	6.26	4.03
„ „	7.10	3.76
„ „	7.80	3.60

Siehe Abb. 13.

Das pH-Optimum für die Glycogenspaltung durch Magensaft liegt bei pH 5.96.

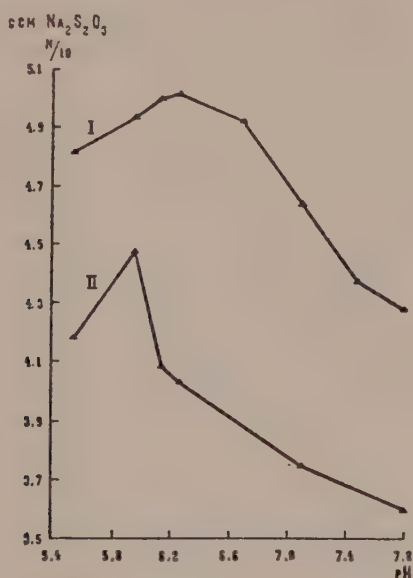


Abb. 13. *Loligo vulgaris*. Verdauung von Stärke (I) und Glycogen (II) durch Magensaft und Wasserstoffzahl.

Ähnliche Versuchsreihen wurden bei höherer Temperatur (35° C.) und kürzerer Versuchsdauer (2 Stunden) angestellt. Die Lage der pH-Optima änderte sich aber nicht.

ABSCHNITT IV.

SCHLUSSBETRACHTUNG, ZUSAMMENFASSUNG.

Bei *Sepia officinalis* wurden Glyzerinextrakte der beiden Mitteldarmdrüsen (Leber und Pankreas) und der Vorderdarmdrüsen (Speicheldrüsen) angefertigt und der Magensaft einiger Tiere gesammelt. Von mehreren Exemplaren von *Loligo vulgaris* ist der Magensaft aufgefangen worden, ausserdem wurde die ganze Mitteldarmdrüse („Hepatopankreas“) eines Exemplares von *Eledone cirrhosa* extrahiert. Der Speicheldrüsenextrakt enthält keine Verdauungsenzyme; eine bedeutungsvolle Rolle dürften diese Drüsen spielen beim schnellen Töten der gefangenen Beute, was durch die Einspritzung von Meerwasserextrakten bei verschiedenen Tieren bewiesen wurde.

Die Reaktion des Magensaftes von *Sepia officinalis* wechselt von schwach sauer bis neutral und stimmt hierin mit dem Magensaft vieler Wirbelloser überein.

In den Mitteldarmdrüsenextrakten und im Magensaft lässt sich Lipasewirkung nachweisen; höhere Fette werden weniger gut als einfache Ester gespalten. Bis zu einem Spaltungsgrad von 50 % verläuft die Tributyrinspaltung der Zeit proportional. Das pH-Optimum der Leberlipase liegt bei pH 6.02, dasjenige der Pankreaslipase bei pH 6.35. Das Enzym liess sich nicht mit $MgCl_2$ aktivieren. Diese Resultate stimmen mit den von KRIJGSMAN (1928) bei *Helix* gefundenen überein.

Der Leberauszug verdaut natives Eiweiss, Pepton, Chloracetyl-l-tyrosin, Leucyldiglycin und Glycylglycin. Der Rohextrakt liess sich nicht mit H_2S , Glutathion, Enterokinase oder einem Auszug irgend eines Darmteiles von *Sepia* aktivieren. Die pH-Optima sind: für Casein pH 6.1, für Gelatine pH 5.5, für Pepton pH 6.1, für Chloracetyl-l-tyrosin pH 5.5, für Leucyldiglycin pH 8.3 und für Glycylglycin pH 8.2.

Der Rohextrakt des Pankreas spaltet kein Casein, Pepton und Chloracetyl-l-tyrosin, wohl aber Leucyldiglycin und Glycylglycin. Nach Aktivierung mit Enterokinase oder einem Auszug der Coecumwand wurden aber Casein, Pepton und Chloracetyl-l-tyrosin gut gespalten. Das pH-Optimum der Leucylglycyl-

glycinspaltung liegt bei pH 7.7, dasjenige der Glycylglycinspaltung bei pH 7.8. ¹⁾)

Vom Magensaft wurde Casein optimal verdaut bei pH 6.8, Gelatine bei pH 5.6 und Pepton bei pH 6.2. Auch die erwähnten Peptide wurden vom Magensaft verdaut. Die bei *Sepia* vorhandene Kinase ist ausserdem zur Aktivierung der Wirbeltierproteinase imstande.

Die Lage der pH-Optima der Proteinase passt gut zur natürlichen Reaktion des Magensaftes, da ja die pH-Optima für die Casein- und Gelatinespaltung mit dem pH des Magensaftes übereinstimmen. Da ausserdem die Optima beider flach sind, ergibt sich eine relativ grosse Unempfindlichkeit des Enzyms pH-Änderungen gegenüber.

Die pH-Optima der Peptidasen liegen bei alkalischer Reaktion; ausserdem verlaufen die pH-Kurven steil; das sind also Faktoren, welche die Peptidverdauung im Magen zu verzögern geeignet sind. Eine solche Verzögerung der Bildung von Endprodukten finden wir bei andern Tieren öfters; man kann darin einen Schutz gegen Überschwemmung des Organismus mit solchen Endprodukten sehen. Allerdings ist dies reine Mutmassung; selbst die Tatsache, dass durch die pH-Ansprüche der betreffenden Enzyme ihre Wirkung verzögert wird, steht nicht unumstösslich fest; es könnten unbekannte Faktoren gegeben sein, welche das Fehlen eines passenden pH in der Umgebung kompensieren (siehe VONK und WOLVEKAMP, 1929).

Dem Leberextrakt und dem Magensaft kommt Labwirkung zu, nicht dem Pankreasextrakt.

Bei den geprüften zehnnarmigen Cephalopoden (*Sepia*, *Loligo*) ist die einzige vorhandene Karbohydrase eine Amylase. Bei *Eledone cirrhosa* gibt es neben Amylase auch Maltase und Saccharase.

Bemerkenswert ist, dass Leberextrakt relativ mehr Stärke, Pankreassaft dahingegen relativ mehr Glycogen spaltet.

Die pH-Optima für die Stärkeverdauung durch Magensaft, Leberextrakt und Pankreasextrakt liegen bei neutraler Reaktion. (pH 6.7–pH 7.0).

Für die Glycogenverdauung sind die pH-Optima pH 7.10

¹⁾ Die Bedeutung dieser späten Aktivierung der Pankreas-Proteinase und Carboxypolypeptidase ist mir unbekannt. Ebensowenig ist anzugeben, warum die Leberenzyme sich in dieser Hinsicht anders verhalten.

(Magensaft), pH 6.26 (Leberextrakt) und pH 6.14 (Pankreasextrakt).

Diese Optima stimmen etwa mit der Reaktion im Magen überein.

LITERATURVERZEICHNIS.

- BAGLIONI, S., 1909. Zeitschr. Biol. **52**, 130.
 ———, 1909. Zentralbl. Physiol. **22**, 719.
 BAUER, V., 1909. Mitt. zool. Station Neapel. **19**, 149.
 BERT, P., 1867. C. R. Acad. Sc. Paris. **T 65**, 300.
 BEUTLER, R., 1924. Z. vergl. Physiol. **1**, 1.
 BOURQUELET, E., 1822. Arch. Zool. Exp. **T 10**, 385.
 ———, 1885. Arch. Zool. Exp. (2) **T 3**, 1.
 ———, 1882. C. R. Acad. Sc. Paris. **T 95**, 1174.
 COHNHEIM, O., 1902. Hoppe-Seylers Z. **35**, 396.
 FALLOISE, A., 1902. Arch. intern. Physiol. **3**, 282.
 FREDERICQ, L., 1878. Arch. Zool. Exp. **7**, 578.
 GRASSMANN, W., 1929. Hoppe-Seylers Z. **183**.
 ———, DIJCKERHOFF, H. und EIBELER, H., 1930. Hoppe-Seylers Z. **189**, 112.
 ———, DIJCKERHOFF, H. und SCHOENEBECK, O., 1930. Hoppe-Seylers Z. **186**, 183.
 GRIFFITHS, A. B., 1888. Proc. Royal Soc. London. **44**, 327.
 GRIMPE, G., Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgoland. **16**.
 HENRY, V., 1903. R. C. Soc. Biol. Paris **55**, 1316.
 HENZE, M., 1905. Hoppe-Seylers Z. **43**, 477.
 ———, 1906. Zentralbl. Physiol. **19**, 986.
 ———, 1901. Hoppe-Seylers Z. **33**, 417.
 HYDE, I. H., 1897. Zeitschr. Biol. **35**, 459.
 ISGROVE, A., Eledone, Liverpool Series **18**.
 JORDAN, H. J., 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. 1. Ernährung. Jena.
 ———, 1929. Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin.
 ——— und HIRSCH, G. Chr., 1927. Handb. norm. u. path. Physiol. **3**, 24.
 JOUSSET DE BELLESME, M., 1879. C. R. Acad. Sc. Paris. **88**, 304.
 KEFERSTEIN, H., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. **3**, 1307.
 KLINKENBERG, G. A. VAN, 1931. Diss. Utrecht.
 KOLLMANN, K., 1876. Z. wiss. Zool. **26**, 1.
 KRAUSE, R., Sitz. ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1897, 1085.
 ———, 1895. Zentralbl. Physiol. **9**, 273.
 KRIJGSMAN, B. J., 1928. Z. Vergl. Physiol. **8**, 187.
 KRÜGER, P., Sitz. ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1929, 548.
 ———, 1933. Ergebn. Physiol. **35**, 538.
 KRUKENBERG, C. FR. W., 1882. Unters. physiol. Inst. Heidelberg. **2**, 1.
 LANGENBECK, W., 1933. Ergebn. Physiol. **35**, 470.
 LIVON, CH. u. BRIOT, A., 1906. Journ. Phys. Path. gen. **8**, 1.
 ———, 1905. C. R. Soc. Biol. Paris, **58**, 384, 386, 878.

- MANSOUR-BEK, J. J., 1930. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **33**, 858.
 ———, 1932. Z. vergl. Physiol. **17**, 153.
 ———, 1933. Z. vergl. Physiol. **20**, 343.
 MEYER, W. TH., Tintenfische, in Monographien einheimischer Tiere.
 MICHAELIS, L. u. ROTHSTEIN, P., 1920. P. Biochem. Z. **105**.
 RAWITZ, B., 1892. Arch. f. mikrosk. Anat. **39**, 596.
 RONA, P. u. MICHAELIS, L., 1911. Biochem. Z. **31**, 345.
 RONA, P., 1926. Praktikum der physiologischen Chemie. 1. Fermentmethoden. Berlin.
 ROSÉN, B., 1932. Zool. Bidr. Uppsala. **14**.
 SCHMIDT, O., 1893. Brehm's Tierleben. **10**, 255.
 SCHOORL, 1915–1916. Chem. Jahrb.
 SELLIER, J., 1907. C. R. Soc. Biol. Paris. **63**, 705.
 SLYKE, D. D. VAN. Abderhaldens Handb. der biol. Arb. Meth. Abt. I, Teil **7**, S. 263.
 SÖRENSEN, S. P. L. 1912. Ergebn. Physiol. **12**, 293.
 TESCH, J. J., 1908. Bijdragen tot de fauna der Zuidelijke Noordzee, III, Cephalopoda. Jaarboek v. h. Rijksinstituut voor onderzoek der Zee.
 ULLMANN, T., 1932. Z. vergl. Physiol. **17**, 520.
 VIGELIUS, W. J., 1883. Verh. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. **22**, 1.
 VIGIER, P., 1905. C. R. Soc. Biol. Paris. **58**, 384.
 VONK, H. J., 1929. Z. vergl. Physiol. **9**, 685.
 VONK, H. J. u. WOLVEKAMP, H. P. 1929. Hoppe-Seylers Z. **182**.
 WALDSCHMIDT-LEITZ, E., 1923. Hoppe-Seylers Z. **132**, 181.
 ———, SCHARIKOVA, A. u. SCHÄFFNER, A., 1933. Hoppe-Seylers Z. **114**, 75.
 WIERSMA, C. A. G. u. VEEN, R. VAN DER, 1928. Z. vergl. Physiol. **7**, 269.
 WILLSTÄTTER, R. Naturwiss. Jahrg. 1926, 937.
 ———, u. WALDSCHMIDT-LEITZ, E., 1924. Hoppe-Seylers Z. **134**, 161.
 ———, u. WALDSCHMIDT-LEITZ, E., 1921. Ber. Deutsch. chem. Ges. **54**, 2988.

RHIZOPODEN UND HELIOZOEN AUS DEM SÜSSWASSER DER NIEDERLANDE

VON

H. R. HOOGENRAAD (Deventer) und
A. A. DE GROOT (Amersfoort).

V.

I. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN.

Vor etwas mehr als einem Vierteljahrhundert veröffentlichte einer von uns beiden in der „Tijdschrift der Ned. Dierk. Vereniging“ seine ersten Studien über die Rhizopoden und Heliozoen des niederländischen Süßwassers; seitdem hat er seine Beobachtungen an dieser interessanten Protozoengruppe fortwährend, wenn auch mit einigen Unterbrechungen, fortgesetzt. In den letzten 15 Jahren wurde er dabei in sehr dankenswerter Weise unterstützt durch die hochgeschätzte Mitarbeit seines ehemaligen Schülers und jetzigen Freundes, A. A. DE GROOT (Amersfoort), der sich besonders dem Studium der schwierigen *Arcella*-, *Centropyxis*-, *Diffugia*- und *Nebela*-Formenkreise gewidmet hat. Unsere letzte Publikation in der genannten Zeitschrift datiert von 1927; ein Teil der seither gewonnenen Resultate wird nun an dieser Stelle veröffentlicht.

Dabei berichten wir erstens über eine Anzahl für unser Faunagebiet neuer Arten; die Gesamtzahl der von uns bisher in diesem Gebiet aufgefundenen Arten ist damit bis 154 gewachsen.

Zweitens haben wir sowohl einige dieser neuen, wie auch schon früher von uns beobachteten Arten eingehender studiert. Insbesondere gilt dies für die Gruppe der Thekamöben, während die Gymnamöben etwas in den Hintergrund geraten sind, wohl hauptsächlich, weil unsere Erfahrungen an dieser Gruppe uns immer mehr zu der Überzeugung drängen, dass von einer grossen Anzahl der Amöben u.s.w. die Merkmale dermaassen schwankend und unsicher sind, dass die von verschiedenen Autoren dabei unterschiedenen „Arten“ nur sehr ungenügend fundiert sind. In geringerem Umfang gilt dies für

die Thekamoeben, weil wir hier in den mehr stabilen Merkmalen der Schale immerhin einen etwas grösseren Halt haben. So beginnen sich unsere Ansichten über die „Arten“ der oben genannten Formenkreise allmählich etwas zu klären und zu fixieren, obwohl wir nicht verhehlen möchten, dass auch da oft sehr verwickelte Verhältnisse vorliegen, so z.B. in den *Heleopera*- und *Euglypha*-Gruppen, wo nach unserer Meinung die Abgrenzung der Haupt- und Nebentypen nur noch vorläufig möglich ist. Für die *Arcella*- und *Centropyxis*-Formenkreise haben wir fortwährend Fühlung behalten mit den Bearbeitungen DEFLANDRES dieser Gruppen, ohne uns aber seinen Auffassungen in jedem einzelnen Fall anschliessen zu können.

Wo uns ein genügend umfangreiches Material zu Gebote stand, haben wir versucht, mit statistischen Methoden der Sache näher zu kommen und in einigen Fällen haben wir dabei auch schon Resultate bekommen, welche uns von Bedeutung scheinen; wir möchten dabei aber nicht so weit gehen wie KANT, wenn er sagt, dass in jeder Untersuchung nur so viel Wissenschaft steckt, als Mathematik darin enthalten ist. Wohl haben uns unsere diesbezüglichen Erfahrungen gezwungen, immer vorsichtiger zu werden bei der Identifizierung von uns beobachteter Formen mit von anderen Autoren schon beschriebenen „Arten“. Besonders möchten wir dafür warnen, dass nicht oder ungenügend bewanderte Beobachter, welche mehr oder weniger zufällig sich auf diesem schwierigen Gebiet verirren, an einem einzigen oder nur wenigen vorliegenden Exemplaren die Zuordnung derselben zu einer schon beschriebenen oder gar die Aufstellung einer neuen „Art“ unternehmen wollen. Wir kennen mehrere Fälle von Formenreihen, aus denen gewisse Individuen einander sehr unähnlich, aber doch durch so viele, kleine Übergänge verbunden sind, dass eine spezifische Sonderung solcher Individuen an einzelnen Exemplaren unmöglich und nur auf Grund der statistischen Analyse eines umfangreichen Materiales durchführbar ist.

Bei der Ausarbeitung unserer Ergebnisse ist es uns praktisch erwünscht vorgekommen, diejenigen Abschnitte, welche nur von einem von uns beiden herrühren, mit einem unterzeichneten H., bzw. D. G., zu kennzeichnen; ein „ich“ in diesen Abschnitten bezieht sich also nur auf den Unterzeichneten. Für diejenige Teile dagegen, in denen „wir“ reden, tragen wir zusammen die Verantwortlichkeit.

Im Hauptteil der Arbeit folgten wir der Anordnung von CASH, HOPKINSON und WAILES ('05-'21), obwohl wir das daran zugrunde liegende System nicht als endgültig entwickelt ansehen möchten, vielmehr überzeugt sind, dass, wenn irgend, auf unserem Studienfeld die Worte LINNÉs noch immer gelten: *Methodi naturalis fundamenta studiose inquirenda sunt*¹⁾. In die Übersichtstabelle haben wir dagegen aus praktischen Gründen die Arten in alphabetischer Reihenfolge angeführt.

Sämtliche Zeichnungen sind nach Originalen von uns beiden von DE GROOT angefertigt worden.

Einige z. T. allgemeine Ergebnisse, zu denen wir auf Grund unserer Studien gekommen sind, fassen wir in Form folgender Thesen zusammen.

1. Vorläufig kann die Unterscheidung einer subalpinen *Sphagnum*-Assoziation der Rhizopoden nicht aufrecht gehalten werden.

2. Viele Rhizopodenarten, darunter sämtliche der Gattung *Nebela*, sind mehr oder weniger azidophil (s. auch 3).

3. Einige Rhizopodenarten, darunter sämtliche der Gattung *Nebela*, sind bryophil, wenige vielleicht sphagnophil.

4. Einige, oft sehr zarte, Formen der Rhizopodenz eignen eine grosse Unabhängigkeit vom Säuregrad und Cl-Gehalt der Umgebung (*Cyphoderia margaritacea*, *Dinamoeba mirabilis*, *Lieberkuehnia Wageneri*).

5. Die Berechtigung der Gattung *Plagiopyxis* PENARD ist fraglich.

6. *Diffugia constricta* (EHRBG.) LEIDY und *Centropyxis aculeata* STEIN gehören derselben Formenreihe an.

7. Viele Rhizopodenarten zeigen eine so grosse Variabilität und eine so starke Aufsplitterung in reine Linien, physiologische Rassen u.s.w. dass manche neu aufgestellte „Arten“ nur ganz willkürliche Ausschnitte aus einer sehr grossen Formenreihe darstellen.

¹⁾ Erst nachdem das Manuskript dieser Arbeit schon fertiggestellt war, erreichte uns die rezente Publikation von H. DE SAEDELEER: Beitrag zur Kenntnis der Rhizopoden: morphologische und systematische Untersuchungen und ein Klassifikationsversuch (Brüssel, 1934). Wir konnten davon bisher nur oberflächlich Kenntnis nehmen und fanden daher keinen Anlass, das unserer Arbeit zugrunde liegende System CASH-HOPKINSON-WAILES' durch dasjenige DE SAEDELEERS zu ersetzen.

8. Unter bestimmten Umständen (optimalen äusseren Faktoren?) zeigen viele Rhizopodenarten eine die begrenzenden Artmerkmale durchbrechende Variabilität.

9. Das eingehende Studium der Variabilität einer Form und ihrer Verwandten, wennmöglich unter Zuhilfenahme statistischer Methoden, muss der Aufstellung einer neuen Spezies vorangehen.

2. BEMERKUNGEN ZU DEN EINZELNEN ARTEN.

Klasse Sarkodina – Unterklasse Rhizopoda – Ordnung Amoebina –
Familie Vampyrellida – Gattung Vampyrella.

Vampyrella vorax CIENK.

Einige Vertreter der problematischen *Vampyrella*-*Biomyxa*-*Penardia*-*Leptophrys*-*Arachnula*-Gruppe wurden hin und wieder



Fig. 1. *Vampyrella vorax* CIENK. a-c Aktive Individuen, pennate Diatomeen als Nahrung enthaltend; d-g Zysten; e-g eine Zyste in verschiedenen Stadien der Teilung.

beobachtet, ohne genügende Data zu einer relativ befriedigenden Identifizierung zu verschaffen. Nur einige unter sich sehr weit übereinstimmenden Individuen von den zwei in der Tabelle (S. 487) genannten Fundorten möchte ich, wenigstens provisorisch, zur genannten „Art“ bringen (Fig. 1).

Die zuerst aufgefundenen Tiere waren 20–30 μ gross und vollkommen farblos, stark vakuolisiert, äusserst aktiv, mit normal entwickeltem Pseudopodiennetz, ohne eingeschlossene Nahrung, ohne sichtbare Kerne. Von einem dieser Tiere wurde die Teilung beobachtet: einfache Durchschnürung im aktiven Zustand.

Später fand ich ein übrigens gleiches Individuum, das in seinem Plasma einige halbverdaute pennate Diatomeen mit-schleppte (Fig. 1 a–c) und endlich auch einige gefüllte und leere Verdauungszysten, ebenfalls einige pennaten Diatomeen enthaltend (Fig. 1 d–g).

Ein einziges Mal teilte sich ein enzystiertes Tier. Innerhalb etwa einer halben Minute hatte der Zysteninhalt sich in zwei nahezu gleich grosse Hälften gesondert (Fig. 1 g); kurz darauf verliessen die beiden jungen Tiere, keine Nahrungskörper enthaltend, die Zyste an den zwei gegenüberliegenden stumpfen Polen. Anfänglich hatten sie die Form zweier rundlichen Plasmaballen; bald darauf erschienen die Pseudopodien und nahmen die Tiere die charakteristische *Vampyrella*-Gestalt an, in welcher sie oft stark an gewisse Heliozoen, z.B. kleine Exemplare von *Actinophrys Sol*, erinnern. H.

Ordnung Conchulina – Familie Arcellida – Gattung Arcella.

Arcella vulgaris EHRBG.

Die Gattung *Arcella* ist eine der verbreitetsten und formenreichsten der beschalteten Rhizopoden. Viele der hierzu gerechneten Arten sind durch ihre Merkmale genügend gekennzeichnet und auch durch die Wahl ihres Milieus mehr oder weniger charakterisiert. *Arcella vulgaris* ist aber in beiderlei Hinsicht stark veränderlich; in *Sphagnum* und anderen Moosen kommt sie nur selten vor.

Wir haben aber aus unseren langjährigen Beobachtungen die Überzeugung gewonnen, dass viele der in der Literatur beschriebenen „Arten“ nicht scharf abgegrenzt sind von denjenigen

Formen, welche man als *Arcella vulgaris* zusammengefasst hat. DEFLANDRE ('28) hat diese Unmenge von Formen einigermaassen zu klassifizieren versucht. Durch scharfe Gegenüberstellung der schon beschriebenen „Arten“ und durch die Unterscheidung von „Varietäten“ in jeder „Art“ erhält er einige zusammenhängende Reihen und ist es ihm möglich, jede vorliegende Form einem Gliede dieser Reihen zuzuordnen und mit einem Namen anzudeuten.

Bei unseren Beobachtungen haben wir dieses Verfahren nicht durchgeführt. Nach unseren Erfahrungen werden oft verschiedene dieser Grundformen nebeneinander in demselben Milieu aufgefunden, wenn nur eine genügend zahlreiche Population vorliegt, während dann zugleich die Grenzen mehr oder weniger schwankend und unsicher werden.

So war eine Population von Brummen in Bezug auf den Schalendurchmesser sehr regelmässig (eingipflige Kurve mit einem Mittelwert von $140\ \mu$ bei einer Variationsbreite von $110-160\ \mu$). Dabei gab es *A. vulgaris typica* und *var. undulata* DEFL. Das Material von Hilversum lieferte *var. undulata*, *multiforma* und *multiforma-undulata* ($140-170\ \mu$).

Material von Eemnes zeigte eine sehr starke Variabilität ($110-200\ \mu$), ohne einen vorherrschenden bestimmten Mittelwert. Hier gab es *A. vulgaris typica*, *var. undulata* und *A. gibbosa* PEN.

Andere Stationen (z.B. Amersfoort) führten eine Population, welche sich in Grösse und Ausbildung der Schale mehr einheitlich zeigte.

Wir sind der Meinung, dass es bei *A. vulgaris* wie bei so vielen Rhizopoden eine solche Menge von Formen gibt, dass sie jedenfalls vorläufig ohne Willkür nicht von einander abzugrenzen sind. Besonders ohne die statistische Bearbeitung eines umfangreichen Materials hat die Aufstellung einer „neuen Art“ in solchen Fällen keinen Sinn.

D. G.

Arcella hemisphaerica PERTY.

Diese *Arcella* ist wie *A. vulgaris* eine weit verbreitete und wird auch manchmal im *Sphagnum* angetroffen. Von *A. vulgaris* unterscheidet sie sich durch ihre geringere Grösse (bis $110\ \mu$) und ihre mehr gewölbte Schale. Auch sie ist sehr variabel, besonders hinsichtlich der Schalenstruktur. Neben glattschaligen Individuen gibt es solche, deren Schalenoberfläche Einbuchtungen

und Skulpturen in allen möglichen Entwicklungsstufen zeigt. In der Monographie DEFLANDRES ('28) ist auch diese Art in zahlreiche Unterarten aufgespalten worden (*var. intermedia*, *var. gibba*, *forma undulata* u.s.w.).

Die meisten der untersuchten Stationen gaben diese Nebenformen, welche auch PENARD schon vermeldet, zugleich mit der typischen. An einigen Stellen (Eemnes, Brummen) war die Variabilität besonders stark und die Zahl der normalen Form sehr in der Minderheit (weniger als 10 %). Erstgenannte Station gab eine sehr grosse Anzahl Individuen, deren Schalendurchmesser von 35–110 μ variierte. Hier war es oft schwer, die grössten Individuen zu trennen von den stark gewölbten Exemplaren der in diesem Materiale ebenfalls vertretenen *Arcella vulgaris*.

Statistische Bearbeitung ergab eine Variabilität der Schalengrösse mit einem Gipfel auf $\pm 65 \mu$; zwischen 80 und 110 μ war die Verteilung über die Grössenklassen etwas unregelmässig. Die Schalenform war bei diesen Individuen von so verschiedener Ausbildung, dass hier neben dem Typus die Formen *undulata*, *intermedia*, *gibba* u.s.w. festgestellt werden konnten, während einige dieser Formen völlig übereinstimmten mit *A. costata* EHRBG., *A. angulosa* LEIDY und *A. conica* PLAYFAIR. Im ganzen wurden etwa 400 Individuen beobachtet, von denen ± 40 eine vollkommene glatte Schalenoberfläche zeigten (Typus), 14 sich der *A. costata* und ± 60 sich der *A. conica* näherten; die übrigen gehörten alle zur *forma undulata* mit allen Übergängen zu den genannten Grenzformen.

Die zahlreiche Population Brummens zeigte ebenfalls einen grossen Formenreichtum, sei es nicht derart als diejenige der vorigen Station. Auch hier hatte die Frequenzkurve einen scharfen Gipfel und zwar um $\pm 55 \mu$, nun aber mit einem regelmässigen Abfall nach den beiden Seiten; die totale Variationsbreite war 35–130 μ .

D. G.

Arcella dentata EHRBG.

Diese schöne *Arcella*-Art wurde in unserer letzten Arbeit ('27) schon erwähnt. An demselben Fundort (Brummen) hat sie sich im folgenden Jahre regelmässig auffinden lassen; neuere Fundstellen haben sich aber bisher nicht ergeben. An dem reichen Material konnte die Variabilität der Schalenstachelnzahl untersucht werden; die Resultate sind vollkommen übereinstimmend

mit denen, welche HEGNER ('19) an amerikanischem Material erhielt:

Zahl der Stacheln:	8	9	10	11	12	13
Individuenzahl:	1	5	10	27	17	1
Mittelwert:	11,1.					

Der Grad der Ausbildung dieser stachelförmigen Ausbuchtungen des Schalenrandes liess eine sehr grosse Variabilität erkennen; in einigen Fällen waren sie so reduziert, dass die Schale nur einen polygonalen Umriss zeigte.

D. G.

Gattung Pyxidicula.

Pyxidicula operculata (AGARDH) EHRBG.

Nach vielen Jahren fand ich August 1934 endlich diese Art wieder in einigen lebenden Individuen in einer Sapropeliumprobe zurück. Es waren sowohl jüngere Tiere, mit noch fast vollkommen farbloser Schale, als ältere, deren Schalenfarbe schon die eigentümliche braungelbe Nüance bekommen hatte. Sämtliche Individuen hatten eine Grösse von 20–22 μ , variierten also in dieser Hinsicht sehr wenig. Gewöhnlich waren sie der Unterseite des Deckglases angeheftet, an derselben stark adhätierend. PENARD vermeldet das Vorkommen von Epi-podien; ich habe mich aber mit Gewissheit davon nicht überzeugen können. Bei den jungen Tieren war auch der Plasmakörper ganz farblos und die eigentümliche Struktur der Schale noch unsichtbar; bei den älteren Individuen war dagegen diese Struktur sehr deutlich zu beobachten.

H.

Gattung Difflugia.

Difflugia pyriformis PERTY var. *lacustris* PENARD.

An einigen Fundstellen (Amersfoort, Eemnes, Brummen), welche ein sehr ähnliches Milieu darstellen und auch eine sehr übereinstimmende Rhizopodenfauna lieferten, wurde eine *Difflugia*-Art aufgemerkt, welche sich als eine ziemlich konstante Form von anderen, begleitenden Difflugien unterschied (Fig. 2 a-c). Am meisten wurde sie durch die Struktur ihrer Schale charakterisiert, obwohl auch in anderer Hinsicht Differenzen vorlagen. Die Schale ist sehr durchscheinend und gleichartig von Bau, den Vorderteil ausgenommen, der meistens mit einigen

opaken, unregelmässigen Quarzkörnern besetzt ist. Oft ist dieser Teil schwach halsförmig entwickelt und durch eine leichte Einschnürung von dem übrigen Teil der Schale abgesetzt.

Der Plasmakörper enthält keine Zoochlorellen, dagegen aber viele kleinen bräunlich-gelben Körner, ausserdem auch die bläulich glänzenden Körner, welche PENARD für *D. lanceolata* angibt.

Alle diese Merkmale bringen die Form in Zusammenhang mit den von PENARD beschriebenen Arten *D. lacustris*, *bryophila* und *lanceolata*. Die genaue Beobachtung zahlreicher Exemplare und der Vergleich der Resultate mit den Beschreibungen von

CASH-HOPKINSON machen es sehr wahrscheinlich, dass wir hier mit *D. lacustris* PENARD zu tun haben, obwohl eine gewisse Ähnlichkeit mit



Fig. 2. a-c *Diffugia pyriformis* PERTY var. *lacustris* PENARD. d-f *D. curvicaulis* PENARD.

D. lanceolata PENARD nicht zu verkennen ist.

Die beobachteten Exemplare hatten eine Länge von 170–275 μ , mit einem Mittelwert von 200–220 μ . CASH-HOPKINSON geben 120–160 μ , PENARD 160–180 μ an.

D. G.

Diffugia amphora LEIDY.

Diese Art wurde von LEIDY zum ersten Male unter dem Namen *D. amphora* angeführt, später aber von ihm mit anderen

Formen zusammengefasst als *D. urceolata*, mit welcher sie gewiss eine Ähnlichkeit hat. PENARD erhob sie dagegen wieder zu einer selbständigen Art und gab die Merkmale an, wodurch die beiden Arten zu unterscheiden wären (Fig. 3 a-c).

In unserer vorigen Publikation wurde *D. amphora* schon von einer Station gemeldet. Die weiteren Untersuchungen lieferten das Tier von noch vier neuen Fundorten. Hierdurch konnten die Charaktere dieser Art von neuem geprüft werden. Es stellte sich nun heraus, dass obwohl ihre Selbständigkeit aufrecht zu erhalten ist, doch die Grenze zwischen *D. urceolata* und *D. amphora* nicht so scharf zu ziehen ist, wie man auf Grund der Beschreibung PENARDS annehmen möchte. Auch mit der sehr variablen *D. tuberculata* hat *D. amphora* eine gewisse Ähnlichkeit, was bei der Besprechung der *D. tuberculata* noch näher erörtert werden wird (S. 449, Fig. 6).

An der ältesten Fundstelle trafen wir Individuen an, über deren Identität man nicht in Zweifel sein konnte. Der Umriss des Schälchens war oval bis eiförmig, die Mundöffnung mehr oder weniger gelappt. Ein halsartiger Teil am Vorderende war durch eine rinnenförmige Einschnürung scharf abgesetzt von der eigentlichen Schale. Diese war durchscheinend und auffallend durch ihren sehr regelmässigen Aufbau aus kleinen, oft stabförmigen Quarzplättchen, wie das nur bei wenigen Vertretern dieser Gattung auftritt (*D. tuberculata*, *oviformis*). Es erinnert diese Struktur einigermaassen an den Aufbau des Häuschens einiger Nebeliden (*Nebela vitrea* PENARD) oder von *Lesquereusia spiralis* (EHRBG.) BÜTSCHLI. Dies sind bestimmt für die typischen Exemplare leicht erkennbare Unterscheidungsmerkmale.

An den neuen Fundstellen wurden aber Individuen aufgefunden, welche eine Struktur zeigten, die mit derjenigen der anderen Arten dieser Gattung übereinstimmte (Aufbau aus grösseren und kleineren Quarzkörnern). In diesen Fällen ist die Beobachtung und Beurteilung des Baues des halsförmigen Teils oft sehr erschwert und ergibt sich eine grosse Annäherung an die ovalen Exemplare der *D. urceolata*. Manchmal musste denn auch auf die Zuordnung zu der einen oder anderen Art verzichtet werden, wenn es nur wenige Funde betraf. Nur wenn eine nicht zu arme Population vorliegt, kann eine sichere Entscheidung getroffen werden. Im besondern gab eine Station eine schöne Formenreihe, welche Exemplare umfasste von

der oben beschriebenen typischen Struktur und solche, welche den gewöhnlichen Diffflugienaufbau zeigten. In allen Fällen war

aber die Ausbildung des Mundes und des Halses so gut zu erkennen, dass die Zusammengehörigkeit feststeht.

An anderen Stationen gab es nur ausnahmsweise die typische *amphora*-Struktur und waren die größeren Bauelemente vorherrschend.

Die Autoren CASH und HOPKINSON unterscheiden in diesem Formenkreise als eine *spec. nov.* *D. amphoralis*. Diese neue Art unterscheidet sich von *D. amphora* durch das allmählich zugespitzte Hinterende und den einfacheren Bau der Halsfurche („having the crown pointed like a Gothic arch” und „the mouth with an expanded but not upturned rim

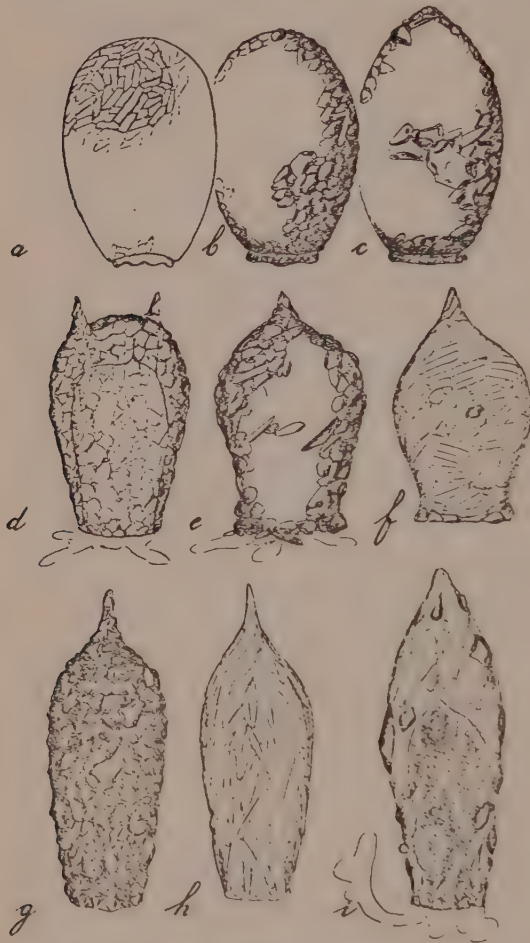


Fig. 3. a-c *Diffugia amphora* LEIDY.
d *D. elegans* PENARD. e Dieselbe, var. *teres* PENARD.
f *D. bacilliarum* PERTY.
g-i *D. acuminata* EHRLICH. (h-i aus *Sphagnum*).

below the contracted neck”). Dieser „gotische Bogen” wurde von uns am Hinterende einiger Individuen von *D. amphora* ebenfalls angetroffen; die Aufstellung der Art *D. amphoralis* scheint mir daher vorläufig noch etwas ungenügend begründet.

PENARD gibt für die Länge eine Variation von 150 bis 270 μ . Meine Exemplare waren meistens bedeutend kleiner: Amersfoort $\pm 85-110 \mu$; Eemnes $85-110 \mu$; Hilversum $150-160 \mu$; Brummen $90-185 \mu$.

Auffallend kleine Individuen gaben einige Proben aus den Poldergewässern Frieslands ($70-90 \mu$). Die Zugehörigkeit zu der Art war aber unverkennbar. D. G.

Diffugia pulex PENARD.

Die ersten niederländischen Individuen dieser Art lieferte 1934 ein kleines Zimmeraquarium, das mit Saproeliumproben verschiedener Fundorte besetzt war, sodass also die Herkunft dieser Tiere nicht angegeben werden konnte; später fand ich diese Form aber in einer Anzahl vollkommen typischer Exemplare in einer Probe von Bathmen (Ov.). Es ist eine sehr kleine Art; Messungen an zahlreichen Exemplaren ergaben für die Länge $21-17$, für den Durchmesser der Schale $17-13 \mu$; die Variationsbreite war also gering. PENARD ('01) gibt $22-25 \mu$ an.

Die Schale besteht aus einer durchscheinenden, gelblichen, chitinösen Grundsubstanz, in der nur hier und da einige zerstreute Quarzkörnchen zu finden sind. Der Plasmakörper füllt den Innenraum der Schale nur zum Teil aus. Der nicht ganz leicht zu beobachtende Kern liegt im Hinterteil des Plasmakörpers; im vorderen Teil sind gewöhnlich zwei kontraktile Vakuolen gut ausgebildet, eine an jeder Seite. Charakteristisch sind einige grosse, farblose, stark lichtbrechende Körner im Plasmakörper.

Das Tier ist sehr beweglich; gewöhnlich wird nur ein einziges, tentakelartiges Pseudopodium, bis 70μ lang, in der Richtung der Bewegung geradeaus hervorgestreckt; die von mir beobachtete Form scheint also mit der „forme moins fréquente“ von PENARD am meisten übereinzustimmen. Bei der Fortbewegung steht das Tier meistens vertikal, mit der Mundöffnung abwärts gerichtet; horizontale Stellungen sind selten. Oft macht es plötzlich sprungartige Bewegungen, wohl durch Kontraktionen des an seiner Spitze festgehefteten Pseudopodiums verursacht; zweifelsohne weist darauf der Name *pulex* hin, obgleich PENARD dies nicht ausdrücklich bemerkt. Die Adhäsion am Objektträger scheint ziemlich gross zu sein: plötzliches Zufließen eines grossen Wassertropfens unter das Deckglas hat keine nennenswerte Bewegung des Tieres zufolge.

Der Querschnitt des Schälchens ist unregelmässig kreisförmig, die Mundöffnung ebenfalls rundlich. Das Tier kann also nicht zur Gattung *Sexangularia* AWERINTZEW gebracht werden, obgleich gewisse Übereinstimmungen mit dieser Form doch wohl bestehen. Wenn man aber an einen solchen Zusammenhang dennoch denken möchte, dann käme des Baues der Schale wegen nur die Art *polyedra* in Betracht; dies würde aber wieder keineswegs mit der für diese Art angegebenen Grösse stimmen.

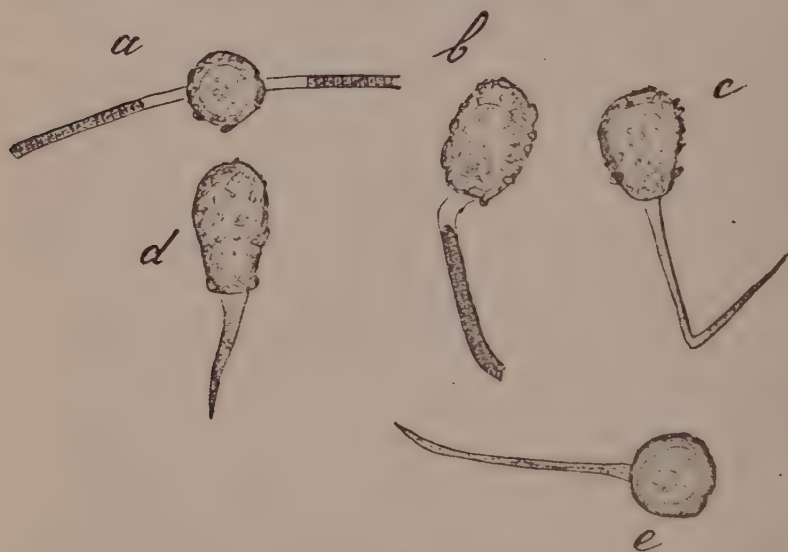


Fig. 4. *Diffugia fulex* PENARD. *a, b* Nahrung aufnehmend aus einem Cyanophyceenfaden: *c-e* in Bewegung; *b-d* von der Seite; *a, e* von oben.

Die von mir beobachteten Individuen hatten den Plasmakörper stets mehr oder weniger diffus grün gefärbt, wohl durch nicht ganz verdaute Nahrungsreste. Mehrere Male konnte ich beobachten, dass die übrigens so lebhaft beweglichen Tiere längere Zeit, bis eine Stunde und mehr, mit der Mundöffnung an kleinen *Oscillaria*- und *Arthrospira*-Fäden angeheftet lagen, welche, wenn sie vom Tiere verlassen wurden, teilweise farblos zurückblieben, während der Plasmakörper des Tieres dann eine deutlich grüne Farbe angenommen hatte (Fig. 4 *a, b*). Es ist also wohl anzunehmen, dass die Tiere sich von dem Zellinhalt dieser Cyanophyceenfäden ernährten.

Ein einziges Mal konnte ich die letzten Stadien einer Teilung

beobachten. Ich fand das in Teilung begriffene Individuum in einem Stadium, in dem die Schale des Tochtertieres schon gebildet war, aber fast kein Plasma enthielt; eine Zeit lang folgte darauf ein ständiges Hin- und Herströmen des Plasmas aus der Schale des Mutter- in diejenige des Tochtertieres und umgekehrt. Die neue Schale war vollkommen farblos und mit nur wenigen Sandkörnchen bedeckt; sie war sehr genau ellip-tisch, viel regelmässiger als diejenige des Muttertieres. Um 10 U. 21 Min. erschien seitlich an die Anheftungslinie der beiden Schalen ein Pseudopodium, von welchem nicht zu sehen war, ob es zum Mutter-, oder zum Tochtertier gehörte, ein wenig später wurde es wieder eingezogen; 10.25 erfolgte die Trennung. Kurz darauf hatte jedes der beiden Tiere ein normales, tentakel-artiges Pseudopodium ausgestreckt; die Form der Schale des Tochtertieres war damals viel unregelmässiger als beim Mutter-tier, wohl infolge der inneren Kontraktionsspannungen des Plas-makörpers. Die Mutter entfernte sich alsbald vom *locus nascendi*; das Tochtertier blieb daselbst noch bis 10.55 liegen, dann stellte es sich ebenfalls vertikal und begann normalerweise die Fort-bewegung, mit einem Pseudopodium nach vorn herausgestreckt.

H.

Diffugia acuminata LEIDY.

Diese sehr verbreitete Art ist gleichzeitig eine der variabelsten und eine grosse Zahl von „Arten“ ist nacheinander von ver-schiedenen Autoren vom Typus abgespalten worden, wie z.B. *D. elegans*, *bacillarium*, *curvicaulis* u.s.w. Dies ist gewiss in vielen Fällen berechtigt; doch bleibt die so eingeschränkte Gesellschaft immer noch eine sehr heterogene. Oft führen die verschiedenen Stationen ihre eigene, typische Varietät von *D. acuminata*, welche eine Annäherung an *D. teres*, *elegans* u.s.w. zeigen kann.

Einige dieser Varietäten sind manchmal charakteristisch für ein spezielles Milieu. Insbesondere herrschen im *Sphagnum* diejenigen Formen vor, welche ihre Schalen aus Diatomeen-frusteln aufbauen. Im allgemeinen kann die Wahl der Bau-elemente einer vorliegenden Varietät über die Artangehörigkeit nur wenig Aufschluss geben, weil das Tier seine Schale ausstattet mit demjenigen Materiale, welches das Milieu ihm geradezu liefert. Im *Sphagnum* werden dann z.B. Sandkörner zurück-treten müssen. So ist es möglich, von den meisten „Arten“ des Genus *Diffugia* nach den vorherrschenden Bauelementen

einige parallelen Reihen von Typen zu unterscheiden. Manchmal sind diese „Phaenotypen“ oder „Lokalrassen“ – was gerade vorliegt, müsste auf die Erbllichkeit hin untersucht werden – von verschiedenen Autoren als wohl zu unterscheidende Spezies bezeichnet worden. Vielleicht sind die Paare: *D. elegans-bacilliarum*, *D. pyriformis-bacillifera*, *D. acuminata-curvicaulis* Beispiele solcher zusammenhängenden Arten.

Die typische *D. acuminata* ist eine längliche, symmetrische Form, am einen Ende von einer deutlichen Spitze – acumen – versehen (Fig. 3g, h). Sie ist sehr allgemein in Gräben und stehenden Gewässern; ihre Grösse variiert von $\pm 150 \mu$ bis 400μ ; ausnahmsweise gibt es Exemplare bis 600μ , hierunter befinden sich oft aberrante Formen mit tropfenförmig abgerundeter Spitze (*var. umbilicata?*), oder mit allmählich zugespitzter, lanzettförmiger Schale von $400-500 \mu$ Grösse (Fig. 3i).

An denselben Fundstellen trifft man oft eine Varietät an, von PENARD als *var. inflata* unterschieden. Es ist eine breitere, ovale Form; oft ist die Spitze kürzer als beim Typus und abgestumpft. Ihre Länge variiert von $70-200 \mu$ (PENARD gibt $230-250 \mu$ an); unsere Exemplare sind also erheblich kleiner als diejenigen PENARDS. *D. inflata* wurde in kleinen Individuen ($70-110 \mu$) auch allgemein angetroffen im Brackwasser des IJsselmeeres.

Diese Varietät nähert sich gewiss in ihrem Habitus der *D. elegans*; auch ist ihre Schale asymmetrischer als beim Typus. Im *Sphagnum* ist sie gleichfalls vertreten, manchmal ihre Schale bekleidend mit Diatomeen und Quarzplättchen, anstatt mit Sandkörnern.

D. acuminata typica wurde übrigens im *Sphagnum* oft beobachtet. Manchmal lieferte eine *Sphagnum*probe eine sehr einheitliche Population von charakteristischem Aussehen, sowohl betreffs der Wahl des Baumaterials der Schale, als auch der Form derselben.

Dass es sich hier um viele selbständige Genotypen – reine Linien – handeln kann, zeigen einige Stationen, welche nebeneinander und mit nur wenigen Übergängen verschiedene Typen lieferten. So lieferte z.B. Eemnes *D. acuminata typica* und eine durchscheinende, nicht symmetrische Form, welche ihre Schale hauptsächlich aus Diatomeen aufbaute, daneben auch noch *D. curvicaulis*, welche sicherlich nicht so scharf von *D. acuminata* abzugrenzen ist wie das oft angenommen wird. D. G.

Diffugia curvicaulis PENARD.

Diese Art wurde von PENARD ('99) beschrieben und unterscheidet sich von *D. acuminata* durch seine ausserordentlich durchscheinende Schale und den exzentrisch gestellten Hinterdorn, welcher dem Ganzen ein unsymmetrisches Aussehen gibt (Fig. 2 d-f).

Zum ersten Male wurde diese schöne Form beobachtet in einer Probe von Eemnes. Der Habitus wie das Benehmen der zahlreichen Tiere, welche lebend und aktiv beobachtet werden konnten, waren völlig übereinstimmend mit der Beschreibung PENARDS. Nur auffallend, weil sehr abweichend, war die Grösse: 500 bis 700 μ (PENARD gibt 170–200 μ an). Nebenbei sei bemerkt, dass die Probe auch andere *Diffugia*-Arten lieferte von einer auffallenden Grösse: *D. pyriformis* 500–800, und *D. acuminata* bis 500 μ . Eine Erklärung für diese merkwürdige Erscheinung habe ich nicht finden können. Einige Jahre später wurden an derselben Stelle wieder Exemplare von *D. curvicaulis* aufgefunden, nun variierend von 225 bis 300 μ .

An dieser Fundstelle war der Unterschied zwischen der sehr opaken Schalenstruktur von *D. acuminata* und der äusserst transparenten von *D. curvicaulis* sehr deutlich. Ein schöneres Objekt zum Studium des Imeren einer *Diffugia* als letztgenannte Art kann man sich nicht erwünschen. Das Protoplasma, das die Schale nur für einen kleinen Teil ausfüllt, enthält, wie auch PENARD angibt, viele kleinen Glanzkörner, aber auch gelbgrüne Körner, welche beträchtlich kleiner waren als die bei den *Diffugien* üblichen Zoochlorellen. Einige der beobachteten Individuen enthielten in ihrem Plasma Reserveplättchen für den Bau der Schale eines zukünftigen Tochtertieres.

Ein anderer Fundort (Oisterwijk) ergab Individuen von 150–200 μ Länge. Hier waren die sehr durchscheinenden Bauelemente gemischt mit Diatomeenschalen und wenigen Sandkörnern.

D. G.

Diffugia urceolata LEIDY.

Diese Art wurde im untersuchten Gebiete in geringerer Zahl angetroffen als die übrigen Arten der Gattung *Diffugia*. Die wenigen Fundorte waren aber von einem sehr verschiedenen Charakter. *D. urceolata* scheint also in sehr variierendem

Milieu sich erhalten zu können ohne gerade häufig zu sein. Diese Erfahrung ist mit den Bemerkungen von LEIDY und CASH im Einklang. Der letztgenannte Autor gibt an, dass diese Art, wenn auch in Europa und Amerika weit verbreitet, in England nicht sehr allgemein ist. Weiter betont er ihre ziemlich grosse Indifferenz für klimatische Faktoren. Am besten erhellt die Unabhängigkeit vom Milieu aus dem Vergleich der Listen der gleichzeitig beobachteten anderen Rhizopoden. Von den beiden genannten Autoren, wie auch von PENARD, wurde sie im *Sphagnum* angetroffen. Merkwürdigerweise vermeldet VAN OYE ('33) sie nicht für das von ihm untersuchte *Sphagnum* Belgiens, ebensowenig HOOGENRAAD ('34) für das *Sphagnum* des niederländischen Gebietes.

Die Individuen verschiedener Herkunft waren einander sehr ähnlich und meistens von der gewöhnlichen runden Form. Manchmal wurden nebeneinander die typische Form und die *var. olla* LEIDY aufgefunden, welche letztere sich durch den Besitz einiger stumpfen Hörner am Hinterende unterscheidet.

Die Schale war meistens aufgebaut aus Sandkörnern, worunter oft Diatomeenfrusteln gemischt waren. An einer einzigen Station (Winterswijk) wurden Exemplare beobachtet, deren Häuschen fast nur aus der chitinösen Grundsubstanz bestanden mit nur sparsam darauf gekitteten Diatomeenschalen.

Die Grösse der Tiere war wieder sehr variabel (150 bis 220 μ); an einer Fundstelle kamen nur ganz kleine Exemplare von 80–100 μ vor.

D. G.

Diffugia lucida PENARD.

Auch diese unansehnliche *Diffugia* (Fig. 5) wird leicht übersehen. Durch das Studium einiger schönen lebenden Individuen aus *Sphagnum* Tirols auf diese Form aufmerksam geworden, konnte ich nachher ihr Vorkommen auch in unserem Faunengebiet feststellen, obwohl bisher nur an zwei Stellen (Fig. 5). Möglicherweise ist sie weiter verbreitet; dies wird noch nachgeprüft werden müssen. CASH fand sie in England im *Sphagnum* auf, ebenso VAN OYE ('33) in Belgien an der Baraque Michel; PENARD ('11) fand sie in vielen Moosproben der British Antarctic Expedition 1907–'09. Sie ist also eine weitverbreitete, moosbewohnende Art. Ihre Grösse ist etwa 65 μ .

D. G.



Fig. 5. *Diffugia lucida* PENARD. *a* Umriss der Schale von der Schmalseite; *b* Lebendes Tier; *c* Schale von der Breitseite.

Diffugia rubescens PENARD.

. Diese Art ist u.A. durch ihr rötlich-braun gefärbtes körniges Plasma sehr auffallend. Leider wurden aber lebende aktive oder enzystierte Individuen nur selten beobachtet und die nicht sehr auffallenden leeren Schälchen können leicht übersehen werden. Obwohl PENARD sie meistens ohne irgend welchen Kontakt mit *Sphagnum* auffand, ist sie in unserem Gebiet nur im *Sphagnum* angetroffen worden und ist hierin eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung; auch *Sphagnum*proben ausländischer Herkunft, welche zum Vergleich herangezogen wurden (Bretagne, Sachsen, Schweiz, Leningrad) enthielten diese Art in nicht wenigen Fällen.

Einige von LEIDY ('79) abgebildete Individuen von *Diffugia pyriformis* gehören zweifelsohne zu der später von PENARD aufgestellten Art *rubescens* (Pl. X, Fig. 24, 25). CASH-HOPKINSON ('09) geben sie für England noch nicht an; WAILES ('19), im Supplementteil des CASHschen Werkes, meldet ihr Vorkommen an verschiedenen Stellen Gross-Britanniens und Irlands. VAN OYE ('33) hat sie im *Sphagnum* der Baraque Michel nicht gefunden.

D. G.

Diffugia tuberculata (WALLICH) ARCHER.

Diese *Diffugia* ist auffallend durch die merkwürdige Form und Struktur ihrer Schale, welche in typischen Fällen durch die

Ausbildung eng aneinander schliessender halbkugliger Höcker einer Maulbeere gleicht. Die Zusammenfügung der Strukturelemente ist der äusseren Form der Schale eng angepasst, wie Fig. 6 *c* zeigt. Dies betrifft nur die typisch ausgebildeten Individuen und ist oft nur mit peinlich genau abgestufter Beleuchtung der manchmal sehr opaken Schalen zu beobachten. Bei manchen

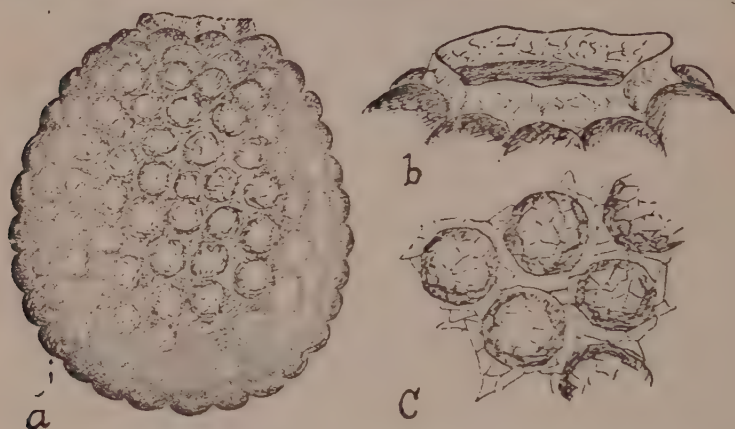


Fig. 6. *Diffugia tuberculata* (WALLICH) ARCHER. *a* Schale; *b* Detail der Mundöffnung; *c* Teil der Schale, stärker vergrössert.

Exemplaren sind Form und Struktur der Schale weniger gut ausgeprägt; zwischen den fast kugligen Individuen findet man beiweilen einige, welche mehr eiförmig sind. Wenn alle diese Abweichungen zusammentreffen, ist eine gewisse Ähnlichkeit mit *Diffugia amphora* nicht zu leugnen, zumal wegen der einigermaassen übereinstimmenden Ausbildung des Halses. Auch PENARD ('02) betont schon die Vielförmigkeit dieser Art.

Die beobachteten Individuen hatten eine Grösse von etwa 140 μ . d. G.

Allgemeine Bemerkungen über die Gattung *Diffugia*.

Wie bei den meisten thekamöben Rhizopoden gründen die Diagnosen der Arten sich auch in diesem Genus auf die Ausbildung der Schale. Da es noch wenig klar ist, welche inneren und äusseren Faktoren diese Ausbildung beeinflussen und bestimmen, muss die Methode der Bestimmung, welche oft nur mit wenigen und wenig komplizierten Merkmalen zu arbeiten hat, mit vielen Fehlern und viel Willkür behaftet sein; es ist



Fig. 7. a *Diffugia pyriformis* PERTY.
b-f *D. bacillifera* PENARD.

(Jede Form war charakteristisch für eine einzelne *Sphagnum*probe)...

oft schwer sich davon freizumachen. Hauptsächlich sind es nun Grösse, Form und Struktur der Schale, welche die bestimmenden Merkmale liefern; meistens aber sind diese, besonders die zwei ersten, variabel.

Wenn man die Gattung *Diffugia* auf diesen Merkmalen durchmustert, dann sind in Bezug auf die Struktur der Schale vier Grundformen zu unterscheiden; in dieser Beziehung lassen sich auch die Genera *Lesquereusia*, *Centropyxis* und *Pontigulasia* an *Diffugia* zwanglos anreihen.

1. Die Schale besteht aus einer vom Tiere selbst gebildeten – chitinösen – Grundsubstanz, der nur einzelne unbestimmbare Partikelchen Fremdkörper aufge kittet sind.

Beispiel: *D. rubescens*.

2. Die Grundsubstanz ist ganz oder grösstenteils bedeckt mit Diatomeenfrusteln (*D. bacillifera* (Fig. 7b-f), *bacilliarum* (Fig. 3f)).

3. Durchscheinende, oft regelmässig geformte Plättchen bilden das Bauelement (*D. curvicaulis* (Fig. 2 d, e), *D. amphora* (pars)).

4. Unregelmässige Sandkörner oft sehr verschiedener Grösse bedecken die Schale (*D. acuminata*, *pyriformis* (Fig. 3 c, e, g; 7a)).

Oft treten Kombinationen auf (Fig. 2 a-c, f).

Aus dem Vergleich unserer Beobachtungen ergibt sich, dass die Wahl der Bauelemente durch zwei oft einander gegenwirkende Prinzipien bestimmt wird. Erstens ist das Tier in Bezug auf den Aufbau aus fremdem Material auf die im Milieu vorhandenen Körper angewiesen. Zweitens scheinen manche Individuen, wenn das Milieu mehrere Möglichkeiten bietet, ein bestimmtes Material zu bevorzugen (*D. curvicaulis*). Die Auswahl ist oft nicht an einer bestimmten Art oder Population gebunden, kann aber andererseits individuell sehr verschieden sein. (Vergl. Fig. 3a und b, c bei *D. amphora*). Dagegen benutzen aber manche Tiere durcheinander das vorhandene Material ohne jeden bemerkbaren Vorzug.

Welche Umstände die Auswahl bestimmen, ist schwer festzustellen; vielleicht liegt eine Resultante vieler inneren und äusseren Faktoren vor. Die Erklärungsmöglichkeiten sind viele und die ganze Terminologie: Standortsmodifikationen, Kleinarten, physiologische Rassen u.s.w., könnte hier angewendet werden. Das hat aber keinen Sinn, so lange nicht die experimentelle Prüfung eine sichere Bestimmung ermöglicht.

Gewiss müssen viele der neu aufgestellten „Arten“ so aufgefasst werden, wenn nur die Schalenstruktur das Hauptmoment bei ihrer Aufstellung war.

Als Beispiel solcher zusammenhängenden Formenkreise könnten folgende angeführt werden:

D. elegans, *teres*, *bacillarium* (Fig. 3d-f);

D. pyriformis, *bacillifera* (Fig. 7), (*rubescens*?).

D. acuminata, *curvicaulis* (Fig. 3g-i, 2 d-f).

D. amphora. (Formen mit verschiedenem Habitus, Fig. 3 a-c).

Lesquereusia spiralis, *modesta*.

Bei der Besprechung der verschiedenen Arten ist hie und da auf den Zusammenhang durch das Auffinden von Übergängen hingewiesen.

Merkwürdigerweise spielte in der Literatur die Schalenstruktur nur eine unbedeutende Rolle bei der Beschreibung derjenigen Arten, welche in der Form der Schale und der Ausbildung der Mundöffnung hinreichende Unterscheidungsmerkmale lieferten (*D. urceolata*, *amphora*, *corona*).

D. G.

Gattung *Nebela*.

Nebela collaris LEIDY – *bohémica* TARÁNEK – *flabellulum* LEIDY.

Nebela collaris LEIDY ist eine der verbreitetsten Arten dieser Gattung und im *Sphagnum* fast immer anzutreffen; auch in Polster anderer Moose ist sie nicht selten.

Meistens zeigt die Population eines Standortes eine weite Variationsbreite hinsichtlich des Verhältnisses der Länge und Breite der Schalen. Auch die Ausbildung der Mundöffnung ist oft sehr veränderlich; dabei nähert die typische *collaris* sich mehr oder weniger der *bohémica*-Form. Es war denn auch nicht möglich, in dem umfangreichen bearbeiteten Material eine scharfe Trennung zwischen den Formen *Nebela collaris* LEIDY und *N. bohémica* TARÁNEK durchzuführen.

Anfangs schien es, als ob auch *N. flabellulum* LEIDY nur aufzufassen wäre als eine besonders breite Form der *N. collaris-bohémica*. Gewiss gibt es in einer zahlreichen Population manchmal einige Exemplare, welche für *N. flabellulum* angesehen werden könnten. Die statistische Analyse einiger *Sphagnum*-proben ausländischer Herkunft stellte aber heraus, dass die Selbständigkeit der letztgenannten Form anerkannt werden

muss. Was in einem besonderen Fall vorliegt, ein breites Individuum der *N. collaris*, oder ein Exemplar der *N. flabellulum*, ist erst nach einer messenden Bearbeitung der ganzen Population zu entscheiden.

In unserem Gebiet ist *N. flabellulum* als selbständige Form (Varietät oder Art) noch nicht angetroffen worden. D. G.

Nebela tincta LEIDY (*N. bursella* (VEJD.) TARÁNEK).

Unter dem Namen *Nebela bursella* sind von verschiedenen Autoren sehr verschiedene Objekte beschrieben worden. Dies hat in der Literatur über diese Organismen zu einer Verwirrung Anlass gegeben, welche den Vergleich der Resultate sehr erschwert.

Nach unseren Erfahrungen ist *N. tincta* eine sehr verbreitete Form, welche besonders das *Hypnum* und andere Moose der Wälder bevorzugt (Waldmoos-Form). In fast jeder *Hypnum*-probe, welche in unseren Wäldern gesammelt wurde, war *N. tincta* anzutreffen. Auch im *Sphagnum* ist sie oft anwesend, aber meistens in Zahl zurücktretend gegenüber anderen *Nebela*-Arten, besonders *collaris*.

Die beobachteten Individuen stimmten alle untereinander sehr weitgehend überein in Habitus und Grösse und glichen am meisten der grossen Nebenform, welche PENARD ('01) unterscheidet. Diese Form ist sehr wahrscheinlich identisch mit *Hyalosphenia tincta* LEIDY. Im *Sphagnum* wurden einige Exemplare beobachtet, welche gar keine Schalenstruktur erkennen liessen, ein Umstand, welcher LEIDY vielleicht veranlasst hat, diese *Nebela* in die Gattung *Hyalosphenia* zu stellen.

Auch mit der Beschreibung von CASH waren unsere Exemplare gut in Übereinstimmung.

Neben dieser Form steht nun die *N. bursella* von TARÁNEK. Diese hat aber eine seitlich tief eingeschnittene Mundöffnung, meistens mit einem ausgesprochenen wulstförmigen Rand („Lippe“) versehen. Auch die Figuren, welche TARÁNEK seiner Arbeit beifügt, stellen eine ganz andere Form dar als unsere und die von PENARD und LEIDY beschriebene Formen. Insbesondere die Abbildungen TARÁNEKS rechtfertigen die Vermutung, dass es sich hier jedenfalls zum Teil um Exemplare von *N. militaris* PENARD handelt, wie auch CASH für wahrscheinlich hält.

Ob es neben *N. tineta* LEIDY und *N. militaris* PENARD auch noch eine *N. bursella* VEJDOWSKY gibt, wie das VAN OYE ('33) für möglich hält, müsste noch untersucht werden. D. G.

Nebela americana TARÁNEK-*barbata* LEIDY.

In unserer Publikation vom Jahre 1927 wurde *Nebela americana* TARÁNEK nur von einer Station (*Sphagnum* von Rheden) erwähnt. Die damals beobachteten Exemplare gehörten zweifelsohne zur Spezies *americana*, wie diese von PENARD beschrieben wurde.

Diese Art war 1882 von TARÁNEK unterschieden worden und dieser Autor wies schon auf einen möglichen Zusammenhang mit der von LEIDY ('79) aufgestellten *N. barbata* hin.

Weil auch unsere späteren Beobachtungen an dieser Art merkwürdige Beziehungen zu einigen anderen Formen der Gattung *Nebela* zutage gebracht haben, ist es angebracht, die Merkmale der schon von TARÁNEK und PENARD in dieser Beziehung genannten Arten hier kurz in Erinnerung zu bringen.

Nebela barbata LEIDY ist eine Form mit einer flaschenförmigen Schale, welche im Querschnitt nicht genau rund und vorn mit einem langen Halse versehen ist. Die Struktur der Schale ist auffallend durch den regelmässigen Aufbau aus nahezu kreisrunden Kieselplättchen. Meistens ist die Aussenseite mit einer Menge von nadelförmigen Stachelchen bekleidet.

Obwohl das letzte Merkmal dem Ganzen ein sehr eigen tümliches Aussehen verleiht, kann doch kein grosses Gewicht darauf gelegt werden, weil diese Stachelchen auch bei anderen *Nebela*-Arten, z.B. *N. lageniformis*, beobachtet worden sind und sich dort als ein fakultatives Merkmal herausstellen, während sie dagegen bei *N. barbata* oft vermisst werden.

Im *Sphagnum* beobachtete TARÁNEK ('82) eine *Nebela*, die im allgemeinen Habitus eine grosse Ähnlichkeit zeigte mit *N. barbata*; nur fehlten immer die nadelförmigen Spicula und der halsförmige Teil war weniger stark ausgezogen. Auch war die Schale dieser Tiere im Querschnitt kreisrund statt leicht zusammengedrückt.

Die von PENARD beschriebenen Individuen unterscheiden sich von den TARÁNEKschen durch den mehr allmählichen Übergang in den halsförmigen Vorderteil der Schale („un col moins distinct"); auch war der Querschnitt der Schale wieder

etwas zusammengedrückt. Unsere Exemplare von 1927 hielten die Mitte zwischen denen der beiden genannten Autoren.

Seitdem ist *N. americana* in unserem Gebiet nur an einer einzigen Fundstelle neu angetroffen worden, wiederholt aber an der alten. Die Resultate der Beobachtungen konnten aber verglichen werden mit denen einiger ausländischen *Sphagnum*-proben, welche ein schönes Material dieser *Nebela* lieferten.

Nebela americana ergibt sich also als eine nicht sehr allgemeine Art; in unserem Gebiet ist sie sicherlich eine seltene Erscheinung. In *Sphagnum*-proben des alpinen Gebietes wurde sie häufiger gefunden.

Der Vergleich der erhaltenen Befunde kennzeichnet *N. americana* als eine ziemlich variable Art. Insbesondere ist die Entwicklung des halsförmigen Teiles der Schale sehr verschieden. An vielen Exemplaren waren deutliche Lateralporen zu beobachten.

Von den Formen mit ausgesprochen halsförmigem Vorder-
teil, wie TARÁNEK sie beschreibt, bis zu den Formen, welche sich nach der Mundöffnung hin nur allmählich etwas verjüngen, gibt es alle möglichen Übergänge. Die breiteren Formen waren ganz ähnlich der von VAN OYE ('33) beschriebenen Varietät *bryophila*, ausgenommen die abweichende Grösse (100–150 μ)¹⁾.

Bei allen beobachteten Formen war aber die Schalenstruktur immer dieselbe: runde und ovale Plättchen bildeten das vorherrschende Element. Oft griffen ihre Ränder übereinander, wie das auch bei *N. galeata* wohl der Fall ist. Diese Übereinstimmung der Schalenstruktur von *N. americana* und *N. galeata* ist um so merkwürdiger, als an einer Station (Wissel 1932) zwischen zahlreichen Exemplaren der erstgenannten Art mit derart gebauten Schalen einige beobachtet wurden, welche eine Neigung zeigten zur Bildung eines wulstförmigen Kammes am Hinterende, wie das bei *N. galeata* der Fall ist; diese Exemplare zeigten dann eine grosse Ähnlichkeit mit der weiter unten (S. 457) beschriebenen *N. galeata forma minor*.

Von den genannten Autoren hat keiner neben den neulich gefundenen Formen auch den Typus *N. barbata* LEIDY beobachten können, wodurch ein Vergleich möglich gewesen wäre. Nur eine einzige *Sphagnum*-probe, von Oisterwijk, lieferte

¹⁾ Auf diese Grössenverhältnisse werden wir in einer späteren Publikation noch zurückkommen.

uns die typische *N. barbata*, sei es nur in wenigen Exemplaren. Dieselbe steht sehr abseits von dem beschriebenen, zusammenhängenden Formenkreise; durch keine der oben beschriebenen Formen der *N. americana* lässt sich *N. barbata typica* an diese Spezies anreihen. Die Zahl der Beobachtungen der letztgenannten Art ist aber zu gering um diese Frage entscheiden zu können; vorläufig ist es daher vorzuziehen, bei künftigen Funden den Typus *N. barbata* noch mit seinen besonderen Namen anzudeuten. Wir stimmen dabei mit CASH überein, wenn er sagt: „This species (*N. americana*) has been regarded by some authors as identical with *N. barbata* LEIDY, but the two are quite distinct“. Und obwohl die unterscheidenden Merkmale, welche CASH angeführt, nicht alle in jedem vorliegenden Fall gleich scharf ausgebildet sind, glauben wir doch, dass er im grossen ganzen recht haben kann. D. G.

Nebela galeata PENARD *forma minor*.

Zum ersten Male im Jahre 1932 beobachteten wir diese *Nebela*-Art im *Sphagnum*, welches am Ufer einer Quelle auf dem Zijpenberg bei Rheden (Gld.) gesammelt worden war; sie war in dieser Probe durch eine grosse Anzahl von lebenden Individuen und leeren Schalen vertreten, wodurch ein etwas eingehendes Studium möglich war (Fig. 8). Bei den ersten Beobachtungen war ich nicht imstande, die neue Form in eine der bisher beschriebenen und anerkannten Arten der Gattung *Nebela* unterzubringen; spätere Studien möchten aber wahrscheinlich doch auf eine Zugehörigkeit zu der Art *galeata* PENARD hinweisen oder vielleicht an eine, sei es auch ferne, Verwandtschaft mit *Nebela gracilis* PENARD denken lassen, welche letztere Art, nach PENARDS eigenen Bemerkungen in gewisser Hinsicht ebenfalls an *Nebela galeata* (Fig. 9) erinnert. Ich gebe also zunächst eine etwas detaillierte Beschreibung meiner Befunde, um dann noch näher auf die Verwandtschaftsverhältnisse einzugehen.

Die Form der nur wenig variierenden Schale ist aus Fig. 8 zu erschen. Die Länge der vielen gemessenen Exemplare schwankte zwischen 118 und 140 μ , die Breite zwischen 62 und 78 μ , während die Dicke der Schale etwa 40–58 μ betrug; wie man sieht, handelte es sich in dieser Probe um ein der Grösse nach recht einheitliches Material. Auch in anderer Hinsicht war die Variationsbreite der Schalenmerkmale nur klein.

Sie war fast vollkommen durchsichtig und von einer sehr hellen rötlichgelben Farbe, welche in einigen Fällen etwas stärker ausgeprägt, in anderen aber sehr schwach war oder ganz fehlte. Fast immer war eine, wenngleich nur geringe, Andeutung eines „Halses“ vorhanden. Seitlich, d.h. an jeder der Schmalseiten (Kanten) hatte die Schale, etwa ein Drittel des Längsdurchmessers von der Mundöffnung entfernt, eine deutliche Schalenpore mit etwas nach aussen gebogenen Rändern. Auch eine „Lippe“ war, wenn auch nur schmal,



Fig. 8. *Nebela galeata* PENARD *forma minor*. a Schale von der Breit-, b von der Schmalseite; c enzystiertes Tier von oben; d Detail der Schalenstruktur.

doch gut ausgebildet; die von ihr umsäumte Schalenöffnung war an den Seitenkanten seicht eingeschnitten. Von vorn gesehen hatte die Mundöffnung die Form einer breiten Ellipse mit Achsen von bzw. 26 und 14 μ .

Sehr charakteristisch und fast immer deutlich hervortretend ist ein anderes Schalenmerkmal dieser Art, bestehend in einem System von zwei Reihen auf jeder der Breitseiten hintereinander angeordneten Runzeln, welche jederseits einen Faltenzug bilden, die ungefähr parallel der Schalen Seite verläuft. Auch in seitlicher Ansicht sind diese Züge deutlich sichtbar, und wenn man die Schale von oben oder unten her anblickt, dann ergibt sich, dass diese Faltenzüge das Relief der Schale derart beeinflussen, dass sie der Länge nach verlaufende rippenartige Bildungen

darstellen, welche dem Querschnitt der Schale statt der für andere *Nebela*-Arten üblichen schmal- oder breitelliptischen eine unregelmässig sechseckige Form mit zwei langen, fast geraden, und vier kurzen, etwas eingebogenen Seiten geben (Fig. 8c). Unseres Wissens kommt eine derartige Schalenform bei keiner anderen *Nebela*-Art vor, vielleicht nur mit Ausnahme von einigen *galeata*-Formen.

Die Kieselplättchen, aus denen die Schale zusammengesetzt ist, sind im allgemeinen von etwas ungleicher Grösse, aber von ähnlicher, regelmässiger Gestalt, nahezu kreisrund oder breitelliptisch, mit den Rändern einander überdeckend; sie scheinen ziemlich dick zu sein (Fig. 8d). Der Plasmakörper mit dem Kern und die Pseudopodien weisen keine besonderen Merkmale auf und gleichen etwa denen der viel kleineren *Nebela militaris* PENARD.

Werfen wir nun einen Blick auf die möglichen verwandtschaftlichen Beziehungen dieser *Nebela*-Form, dann kommen dabei, wie schon eingangs gesagt, vor allem *Nebela galeata* und *gracilis* in Betracht. Von der typischen *Nebela galeata* (Fig. 9) unterscheidet sie sich allererst durch ihre Grösse: für *galeata* gibt PENARD im Mittel 170 μ , CASH 180–200 μ , mit einer Breite von 100 μ an; diese ist also nahezu anderthalbmal so gross. Zweitens ist die Form der Schale ganz verschieden. Wenn auch eine allgemeine Ähnlichkeit zwischen denselben immerhin vorhanden ist, hat die Schale von *Nebela galeata* wenigstens in seiner typischen Gestalt, keinen sechseckigen, sondern einen sehr deutlich ausgesprochenen biconvexen Querschnitt; ausserdem ist sie auf ihrer ganzen Schmalseite umsäumt von einem Ringwulst – „renflement latéral“ von PENARD –, welcher diese Art scharf von allen verwandten unterscheidet. Diese seitliche, wulstartige Ausbuchtung der Schale, welche durch ihre Ähnlichkeit mit dem Schutzbalken auf gewisse Helmtypen wohl Anleitung zur Artbenennung *galeata* war, ist einerseits so charakteristisch, anderseits so konstant in ihrem Vorkommen, dass sie zur Kennzeichnung der Art vollkommen ausreicht.

Nun berichtet aber PENARD ('02, p. 362), dass er in *Sphagnis* vom Simplon neben der typischen *Nebela galeata* kleine Individuen von etwa 110 μ gefunden hat, ohne Übergänge zum Typus – welche aber doch wohl existieren könnten – aber davon vielleicht eine „kleine Varietät“ bildend. Auch die An-

schwellungen („renflements“) der Schale sind etwas abweichend von denen bei *N. galeata* in diesem Sinne, dass die Flanken, d.h. die Breitseiten der Schale, nicht nach aussen ausgebogen,



Fig. 9. *Nebela galeata* PENARD. a Lebendes Tier mit Reserveplättchen im Plasma; b Schale von der Breitseite; c Umriss der Schale von oben; d, e Fundusteil mit Details der Schalenwulstes.

sondern flach und bisweilen etwas ausgehöhlt sind. Wenn man nun diese Diagnose und besonders die Fig. 5 (p. 361) des Schalenquerschnittes dieser „kleinen Varietät“ mit unseren Beschreibungen und Figuren vergleicht, dann scheint uns ein Zusammenhang der von uns beobachteten *Nebela* mit der kleinen Form von *Nebela galeata* von PENARD sehr annehmbar.

In unserem Materiale vom Zijpenberg war *Nebela galeata* abwesend.

In einer späteren Arbeit ('10) beschreibt PENARD eine *Nebela gracilis*, welche ebenfalls Übereinstimmung mit der von uns gefundenen Form aufweist. Sie ist etwas kleiner: 98–110 μ lang und 45–50 μ breit; ihre Schale besitzt ebenfalls eine, aber nur wenig hervortretende wulstartige seitliche Anschwellung, welche aber öfters auch fehlt. Die Anwesenheit seitlicher Poren ist fraglich. Sehr bestimmt abweichend ist die Schale aber durch ihre eigentümliche Biegsamkeit, wodurch sie ziemlich leicht gefaltet und verunstaltet wird; „... les plissements qu'on y observe pourraient bien résulter d'une sorte de contraction mécanique, sans rapport nécessaire avec la structure normale de la coquille" (l.c., p. 935). Wir möchten hier hinweisen auf die in dieser Beziehung so besonders eigentümliche, auch von uns beobachtete *Nebela triangulata* (LANG) CASH (HOOGENRAAD en DE GROOT, '27, p. 8), bei welcher aber die Falten der Schale augenscheinlich mehr permanente Strukturen darstellen. In einer Fussnote bemerkt PENARD schliesslich selber noch, dass, von einigen Strukturdetails abgesehen, seine *Nebela gracilis* doch wohl mit der kleinen Form von *Nebela galeata* in Beziehung gebracht werden könnte. In den leider oft allzu schematisch gehaltenen Figuren PENARDS kommen die Organisationsverhältnisse der beschriebenen Formen nicht immer genügend zum Ausdruck.

Angesichts der erörterten Tatsachen ziehen wir es bis auf weiteres vor, die neue Form als *Nebela galeata* PENARD *forma minor* anzudeuten. Allerdings ist es in Anbetracht der oft so grossen Schwierigkeiten, mit denen die Ausarbeitung einer scharfen und allen Anforderungen genügenden Diagnose selbst der thekamöben Rhizopodenarten verbunden ist, gar nicht unmöglich, dass ein weiteres Studium der beschriebenen Form zur Abtrennung derselben von der Art *galeata* und vielleicht zur Aufstellung einer besonderen Spezies führen würde.

H.

Gattung *Hyalosphenia*.

Hyalosphenia papilio LEIDY.

Diese Leitform des *Hyalosphenia*-Typs (HARNISCH) der sphagnicolen Rhizopoden ist (s. Tabelle S. 485) in unserem Faunen-

gebiet nur noch an wenigen Stellen aufgefunden. Nachdem 1927 eine Saproeliumprobe aus dem Soesterveen einige lebende Exemplare geliefert hatte, wurde 1932 im *Scheuchzerietum* von Eerde bei Ommen eine *Sphagnum*probe gesammelt, in der diese Art ausserordentlich zahlreich war, aber nur durch leere Schalen oder solche mit mehr oder wenig in Auflösung begriffenen Resten des Plasmakörpers vertreten. Bemerkenswert ist, dass in diesem Materiale auch *Amphitrema flavum* in einigen toten Individuen vorkam (s. S. 472). Später lieferte eine Probe *Sphagnum*, von Herrn G. J. DOORNINK im Kootwijkerveen gesammelt, ebenfalls eine Anzahl Individuen dieser Art, darunter auch einige lebende und aktive. An einem davon wurde ein eigenartiger Defakationsmodus beobachtet. Eine grosse Nahrungsvakuole mit verdauten Nahrungsresten wurde langsam durch die Schalenöffnung nach aussen geschoben, bis sie ganz ausserhalb derselben im basalen Plasma des Pseudopodienapparates gelegen war; hier blieb sie noch einige Zeit unverändert liegen um dann in normaler Weise zu platzen und die Nahrungsreste auszustossen.

VAN OYE ('33), der in Belgien die Rhizopoden des Süsswassers untersucht hat und CASH ('09) zitiert, nach welchem *Hyalosphenia papilio* „abundant in subalpine bogs“ ist, hat diese Art nur im *Sphagnum* der Baraque Michel im Hohen Venn beobachtet, einem Gebiet, welches durch seine typische subalpine Flora und Fauna gekennzeichnet ist. Er macht in einer brieflichen Mitteilung darauf aufmerksam, dass die eventuell im niederländischen Gebiet noch zu entdeckenden Fundstellen von *Hyalosphenia papilio* in erster Linie zu erwarten sind in demjenigen Teil unseres Landes, welcher einmal unter den Gletschern der pleistozänen Eiszeit begraben war. Wiewohl von den sämtlichen neun bisher angegebenen Fundorten nicht weniger als acht nördlich der Linie Vogelenzang-Nijmegen liegen, welche als südliche Grenze des Inlandeises in seiner grössten Ausdehnung angenommen wird, liegt doch aus dem südlichen Diluvialgebiete der Niederlande, welches eisfrei geblieben ist, und aus welchem bisher nur zwei Probenreihen untersucht worden sind, schon ein Fund von *Hyalosphenia papilio* vor, und zwar aus dem Brandven bei Oisterwijk (N.Br.). Das Vorkommen dieser Art an mehreren Stellen dieses Gebietes ist also wohl nicht unwahrscheinlich.

H.

Hyalosphenia elegans LEIDY.

Die bisher bekannt gewordene Verbreitung dieser von allen Autoren übereinstimmend als sphagnicole Form bezeichnete Art in unserem Gebiet ist in gewisser Hinsicht bemerkenswert. Sie ist durch die Struktur der Schale, auch wenn diese nur leer vorliegt, so scharf gekennzeichnet, dass eine Verwechslung mit anderen Arten, auch der gleichen Gattung, vollkommen ausgeschlossen erscheint. Schon 1908 entdeckte ich sie in unserem Gebiet, erst in nur zwei, später in einer viel grösseren Anzahl leerer Schalen, beide Male in Sapropelium eines Grabens an der Innenseite der holländischen Dünenreihe (Loosduinen, Wassenaar), d.h. ganz ausserhalb des Verbreitungsgebietes der niederländischen *Sphagneta*. Später gelegentlich untersuchtes Material von entsprechenden Fundstellen hat diese Art nicht mehr geliefert. Dagegen ist sie an mehreren, obengenannten Orten aus *Sphagnum*proben zum Vorschein gekommen, sowohl in lebenden Individuen als in Form leerer Schalen. Das anomale Vorkommen im Dünengebiet würde vielleicht als Fall einer Reliktverbreitung aufzufassen sein, zumal wo sie an einer dieser Stellen (Wassenaar) begleitet war von einigen anderen Arten, von denen jedenfalls *Euglypha cristata* LEIDY als ziemlich eng am *Sphagnum* gebunden betrachtet werden kann. Seitdem ich aber (s. S. 473) selbst *Amphitrema flavum* und *wrightianum*, von denen die erstere nur einmal und die zweite noch niemals in unserem Gebiet rezent gefunden ist, in Sapropelium vom Westeinderplas bei Aalsmeer in Form leerer Schalen beobachtete, und dieses Vorkommen als ein gewissermaassen subfossiles zu deuten geneigt bin (HOOGENRAAD '34), würde vielleicht auch für das Vorkommen von *Hyalosphenia elegans* im Dünengebiet eine ähnliche Erklärung zu versuchen sein. Nur ist gewiss am letztgenannten Orte der Zusammenhang mit fossilem *Sphagnum* weit unwahrscheinlicher als bei Aalsmeer.

H.

Gattung *Heleopera*.*Heleopera picta* LEIDY.

Eine *Sphagnum*probe aus dem „Niedermoor“-gebiet von Giethoorn lieferte 1933 diese schöne Art in einer ziemlich grossen Anzahl leerer Schalen, von denen einzelne noch Reste des

Plasmakörpers mit den Zoochlorellen enthielten. Sie war hier u.A. begleitet von *Hyalosphenia papilio* und *elegans*, *Arcella artocrea*, *Euglypha cristata*, *Trinema complanatum*, *Sphenoderia dentata* und *Cryptodiffugia oviformis*. Die Struktur der Schale war vollkommen typisch, bis auf den „dotted sutures“ (LEIDY '79) der Schalenelemente. Die Farbe der Schale war etwa strohgelb, diejenige der „Lippe“ ziemlich deutlich hellgelb; die von LEIDY angegebene dunklere Farbe der Seitenkanten der Schale war bei allen Individuen sehr deutlich zu beobachten. Den meisten Individuen fehlten die sonst für die Arten der Gattung *Heleopera* so charakteristischen Fremdkörper (Quarzteilchen u.s.w.) am Fundus der Schale; nur wenige hatten etwas davon, aber nur sehr sparsam. Einige Schalen wurden genau gemessen; die Dimensionen (Längs- und Querdurchmesser der Schale in Vorderansicht) waren 115–130 und 88–98 μ . H.

Gattung *Cryptodiffugia*.

Cryptodiffugia compressa PENARD.

In einer Saproeliumprobe von Gorsel fand ich September 1930 zunächst einige einzelne, farblose leere Schälchen dieser Art, später auch typische Doppelschälchen, wie PENARD solche von *C. oviformis* PEN. beschreibt, endlich auch zahlreiche lebende und aktive Individuen. Bei den Doppelschalen enthielt die eine Schale ein zystenartiges Gebilde, von einer doppelten Kontur (Membran) umgeben und einige grosse, stark lichtbrechende Granula enthaltend; bisweilen war dieses Gebilde durch eine Art Stielchen mit dem Mund der Schale verbunden. Ferner enthielt die zweite, übrigens leere Schale immer einige dunkelgefärbte Granula, einigermaassen an Nahrungsreste erinnernd. Das leere Schälchen einiger Koppel zeigte gewöhnlich in Form einiger Falten gewisse Degenerationerscheinungen. Im Januar und Februar 1931 fand ich in derselben Probe diese Doppelbildungen zurück, vollkommen mit denen vom Vorjahre übereinstimmend (Fig. 10e, f).

Die lebenden Tiere hatten eine gewöhnlich farblose Schale, welche aber einige Male etwas gelb angehaucht, niemals aber dunkelgelb war. Auf dem Querschnitt war sie regelmässig ellipsförmig, mit einem vielleicht etwas grösseren Verhältnis von kleiner und grosser Achse, als PENARD angibt. Die Länge, Breite und Dicke des Schälchens waren bzw. 20–21,

16–18 und 12 μ gross. Der Kern war ziemlich schwierig zu beobachten. Meistens waren Pseudopodien und zwei kontraktile Vakuolen deutlich entwickelt. Gut erkennbare Nahrungsreste fehlten; das Plasma hatte aber oft eine schwach grüne Farbe,



Fig. 10. *Cryptodiffugia compressa* PENARD. a–c, h Lebende Tiere von der Breitseite, d ebenso von oben gesehen; e, f Zysten; g, i Teilungsstadien.

was auf chlorophyllhaltige Nahrung hinweist. Bei der Bewegung standen die Tiere gewöhnlich vertikal, mit der Mundöffnung entweder dem Objektträger, oder dem Deckglas angeheftet.

An einer andern Fundstelle (Bathmen) fand ich August 1934 eine vollkommen identische Form dieser Art in einer grossen Anzahl lebender und aktiver Individuen wieder; hier fehlten aber die Doppelschalen. In diesem Materiale wurde auch einige

Male die Teilung beobachtet (Fig. 10g, i). Ein Individuum, dessen Schale auffallend defekt war durch eine tiefe Delle an der einen Seite, bildete eine vollkommen normale Tochterschale aus.

Die Tiere sind offenbar sehr resistent; in einem gewöhnlichen Deckglaspräparat, in dem ich nur das verdunstete Wasser durch Äq. dest. ersetzte, blieben sie über 14 Tage lang normal am Leben und aktiv. H.

Gattung Bullinula.

Bullinula indica PENARD.

Diese interessante, aber noch wenig bekannte und wohl vielfach übersehene Rhizopodenart wurde 1931 von mir für unser Faunengebiet entdeckt in einer Probe *Sphagnum* aus Wijster (Dr.); zahlreiche leere Schalen und einige lebende, aber inaktive Individuen wurden darin aufgefunden. Bisher war sie für Westeuropa nur für Irland (Clare Island) angegeben (von WAILES und PENARD, '11); nachdem ich sie auch noch an einigen anderen Fundstellen unseres Gebietes rezent und weiterhin auch in mehreren Hoch- und Niedermoorprofilen fossil wiedergefunden hatte, sprach ich am Schluss meiner Arbeit von 1933 die Vermutung aus, dass in Zukunft die Entdeckung von *Bullinula* sowohl in rezentem, wie in fossilem Material wohl an mehreren Stellen zu erwarten wäre. Für unser Gebiet hat sich diese Vermutung inzwischen bestätigt insofern, als wir diese Art seither rezent an 12 und fossil an 26 Stellen angeben konnten; von den letzteren gehören 7 den „Niedermooren“ des westlichen und 19 den „Hochmooren“ des östlichen Gebietes an. Meine oben zitierte Arbeit veranlasste JUNG ('34) bei seinen Hochmoor-Studien ebenfalls auf die Verbreitung dieser Form zu achten; auf Grund seiner Beobachtungen kann JUNG zu den schon bekannten Fundorten 9 neue hinzufügen, welche folgendermaßen verteilt sind: 1 im Riesengebirge, 1 in der Oberpfalz, 2 in den Ostalpen, 1 in Oberbayern, 1 in der Rhön, 3 in Westfalen. Unter den insgesamt 72 von JUNG untersuchten Standorten waren 15 von *Bullinula indica* besiedelt; es handelte sich dabei nur um rezentes Material.

Selber habe ich seither das Vorkommen von *Bullinula* an folgenden ausserniederländischen Fundorten konstatieren können: rezent von Leith Hill (Surrey, England), Malden (Ost-

preussen), Riesengebirge, Krummauer Moor bei Admont (Steiermark), Trifona (Finnland) . alle aus *Sphagnum*; fossil von Trifona (Finnland) aus *Sphagnum*torf.

Lebende Individuen sind von uns bisher nur ganz ausnahmsweise beobachtet worden und dann noch nur solche, deren Plasma zu einer grossen ellipsoidalen Masse zusammengeballt war. Auch JUNG ist nicht glücklicher gewesen. Nur PENARD ('12) hat, aber auch nur ein einziges Mal und gewissermaassen zufälligerweise, aktive Individuen mit ausgestreckten Pseudopodien während einiger Zeit studieren können. Für unsere Kenntnisse der Lebensweise des interessanten Tieres ist also noch vieles von der Zukunft zu hoffen.

Etwas besser ist es bestellt um unsere Kenntnisse der Schalenstruktur. PENARDS und unsere Angaben darüber sind durch die neueren JUNGschen Beobachtungen im grossen ganzen bestätigt; sie scheinen etwas abzuweichen von den ursprünglichen Angaben von PENARD, obgleich diese unter sich auch nicht ganz übereinstimmen. In der Diagnose der Spezies ('07) sagt letzterer Autor, dass die Schale aus Kieselplättchen besteht, welche aus der Umgebung aufgenommen und mit einem chitinösen Bindemittel aneinander geklebt werden, und weiter nachdrücklich: „In *Bullinula* it is the extraneous matter, in the form of thin siliceous plates, which forms the shell itself,” letzteres im Gegensatz zu der Schale von *Centropyxis* – zu welcher Gattung PENARD die neue Form zuerst brachte – wo die chitinöse Grundsubstanz das primaire Element und die Fremdkörper nur eine mehr oder weniger dichte Bedeckung desselben bilden. Aber später (PENARD '11) heisst es: „the test is covered” (sic!) „with small angular plates, with dark markings between them”. Und in der grösseren Arbeit von '12 wird gesagt, dass die Schale die Konsistenz hat „d'une peau ferme et tenace, susceptible de déchirer plutôt que de se briser, cachée d'ailleurs sous un revêtement de particules siliceuses de nature variée . . .; entre ces particules étrangères courent partout des veines de chitine brune”. Nach unseren Erfahrungen, welche sich der letztzitierten Auffassung von PENARD noch am besten anschliessen, besteht die *Bullinula*-Schale, ebenso wie diejenige der verwandten Formen *Plagiopyxis*, *Trigonopyxis* und z.T. auch *Centropyxis*, aus einer organischen, pseudochitinösen Matrix, worin aus der Umgebung aufgenommene Fremdkörper (*Xenosomata*), deren Natur von den im Milieu geradezu zufällig vorkommenden

Elementen abhängig ist, mehr oder weniger reichlich eingebettet sind. Ob *Bullinula* in ihrer Schale auch selbstgebildete Elemente (*Idiosomata*) mit aufnimmt, erscheint mir sehr fraglich. Diese Auffassung wird besonders durch das Studium der fossilen Exemplare gestützt. Diese haben je nach Alter und Erhaltungszustand ihre Schalenelemente mehr oder weniger vollständig, nicht selten fast gänzlich, verloren und es bleibt dann, auch bei den Schalen aus den tiefsten Schichten der von mir untersuchten Moorprofile, die organische Grundsubstanz in Form eines gelblich-braunen, zähen, biegsamen, aber schwer zerbrechlichen Sackes übrig, in dem die Struktur des Peristomfeldes noch ausserordentlich gut erhalten sein kann, was die Determination des sonst ziemlich rätselhaften Objektes leicht möglich macht. Auch nach Behandlung der fossilen Schalen mit Kaliumhydroxydlösung ergibt sich noch das gleiche Bild; nur ist dann die Farbe der Schale oft aufgehellt und ihr Studium dadurch noch erleichtert.

Wie schon bemerkt, variiert die Natur der Schalenelemente mit den in dem umgebenden Wasser vorhandenen Körperchen. Oft sind es Saproeliumteilchen verschiedener Art und in verschiedenem Stadium der Inkohlung und dann vielfach nicht mehr bestimmbar; nicht selten aber findet man noch gut erkennbare Diatomeen- und Desmidiazeenzellwände, Pollenkörner, *Sphagnum*sporen u.s.w. darunter. Sehr oft vertreten und äusserst auffallend sind dabei meistens zweiteilige, aus einer hellen und einer dunkelbraunen Hälfte bestehende Körperchen, deren Natur mir bisher rätselhaft geblieben ist. Ich fand sie in dem grössten Teil der fossilen, sowie der rezenten *Bullinula*-Schalen, bisher aber noch niemals in den Schalen anderer Thekamöben oder frei im Wasser der untersuchten Proben.

H.

Gattung *Pseudodiffugia*.

Pseudodiffugia fascicularis PENARD.

Diese schöne *Pseudodiffugia*-Art fand ich in Proben von Felanes und Bathmen in einigen typischen Exemplaren. Die Schale war farblos, nur hier und da mit einigen Quarzkörnchen besetzt; vor der Mundöffnung befindet sich eine dichte Ansammlung von Quarzkörnern, zwischen denen die feinen, fadenförmigen, verzweigten Pseudopodien austreten. Auf die Anwesenheit dieses Körnchenbündels deutet der PENARD'sche Artnamen. Die Grösse

der Schale (Längsachse) war etwa $40\ \mu$; der Plasmakörper hat einen normalen Bau (Fig. 11a-c).

Beim eingehenden Studium der Bathmischen Exemplare wurde ich wieder aufmerksam auf die sehr dürftige Beschreibung und die ungenauen Abbildungen dieser Art bei CASH ('15); es

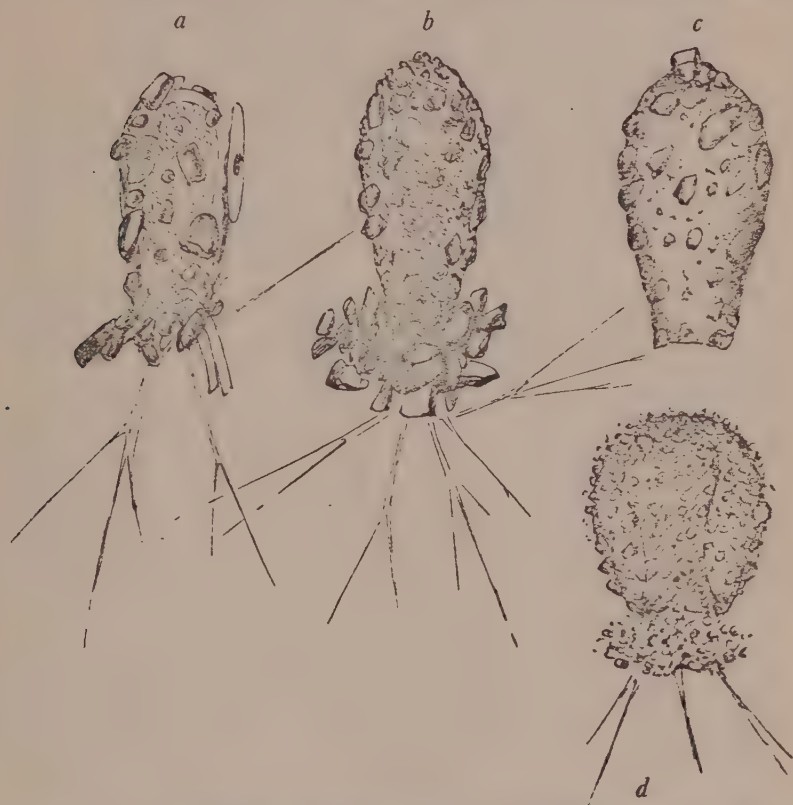


Fig. 11 a-c *Pseudodifflugia fascicularis* PENARD. a, b Lebende, aktive Tiere; c leere Schale; d ?*Pseudodifflugia gracilis* SCHLUMB.

scheint mir sogar zweifelhaft, ob die von CASH beschriebenen Tiere überhaupt wohl zu dieser Art gehören. Der „collar of grains“ hat nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem so charakteristischen Körnerhaufen; letzterer ist gar kein „Kragen“, sondern vielmehr, wie der PENARDSche Name so recht ausdrückt, ein Haufen oder Bündel, ein „fascis“, zusammengeraffter Quarzkörnchen, welche zweifelsohne von interstitiellem Plasma

zusammengehalten werden. Einige Male habe ich nämlich leere Schalen dieser Art gefunden; ohne Ausnahme fehlte ihnen der Körnerhaufen, augenscheinlich weil er beim Tode des Tieres auseinandergefallen und zerstreut worden war (Fig. 11c)¹⁾. H.

Familie Euglyphina – Gattung Cyphoderia.

Cyphoderia margaritacea SCHLUMB.

Wie die Übersichtstabelle zeigt, wurde diese Art an vielen Stellen des Gebietes aufgefunden und hat sie also dort eine allgemeine Verbreitung. An einigen dieser Stationen konnte festgestellt werden, dass sie sich viele Jahre hindurch an derselben Stelle behaupten kann und dort dann auch in verschiedenen Jahreszeiten angetroffen wird. Weiterhin scheint sie imstande zu sein, unter sehr verschiedenen äusseren Faktoren zu leben. Die in der Tabelle zusammengestellten Fundorte waren einander sehr unähnlich, sowohl in Bezug auf den Säuregrad als auf den Cl-gehalt. So wurde sie beobachtet in nahezu allen Gräben der Insel Schokland und ebenfalls in dem Lagunengebiet der Küste dieser Insel (Cl-Gehalt = 1300–1800, PH = 8–8,5). Aber auch im *Sphagnum* trifft man sie, wenn auch nur selten, an. Regelmässig aufzufinden ist sie im Sapropelium der Poldergewässer, sowie auch in Tümpeln und Gräben des Diluvialgebietes.

Wo eine zahlreiche Population vorlag, ergab sich eine ziemlich starke Variabilität der Schale. Besonders die verschiedene Form des Schalenfundus kann dem Ganzen ein sehr veränderliches Aussehen verleihen (Fig. 12).

An einigen Stellen (Friesland: Akkrum und Sloterveer) konnte eine äusserst variable Population studiert werden. Zwischen ziemlich normalen Formen wurden auch viele angetroffen mit einer stark durchgebogenen oder lang ausgezogenen Schale (Fig. 12e, f, h, i). Auch der Querschnitt (Fig. 12j, k) bot eine sehr grosse Verschiedenheit; Formen mit rein dreiseitigem Querschnitt waren keine Seltenheit. Die Länge variierte hier von 125–190 μ .

In Sapropelium von Noordwijkerhout wurde neben *C. mar-*

¹⁾ Unter den Exemplaren von Bathmen wurde ein einziges Individuum einer andern *Pseudodiffugia*-Art gefunden (Fig. 11d); wahrscheinlich war dies *Pseudodiffugia gracilis* SCHLUMB.

garitacea auch *C. laevis* PEN. beobachtet (s. S. 472). Viele Exemplare der erstgenannten Art hatten eine mehr gerade gestreckte

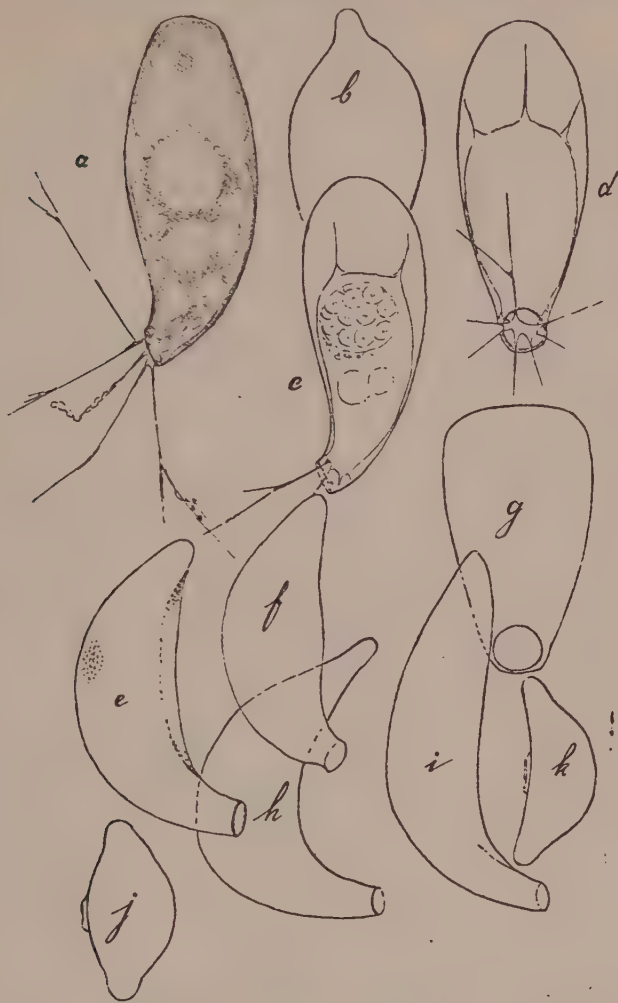


Fig. 12. *Cyphoderia margaritacea* SCHLUMB. a Lebendes Tier; b-k Schalenumrisse, d von vorn, c, e-i von der Seite, j, k von oben.

Schale als gewöhnlich und auch die Mundöffnung war weniger seitlich gerichtet als beim Typus. Die Schale war durchscheinender und ihre Struktur nicht so gut ausgebildet als normaler-

weise der Fall ist. Es lag hier höchstwahrscheinlich eine auch von PENARD ('02, S. 474) beobachtete Varietät vor. Sie nähert sich in einigen Zügen der *C. laevis*, welche letztere aber viel kleiner ist. An der genannten Fundstelle konnte ein Übergang dieser Varietät von *C. margaritacea* zur *C. laevis* nicht festgestellt und auf einen Zusammenhang beider Formen daher nicht geschlossen werden.

Im allgemeinen ist die Grösse der Individuen von *C. margaritacea* an einem und demselben Fundort nicht sehr variabel. Die Mittelwerte von Populationen verschiedener Herkunft können aber bisweilen sehr weit auseinander liegen; auch gibt es Stationen mit einer starken Variabilität der Schalengrösse. So wurden beobachtet:

Hilversum, Mittelwert $\pm 160 \mu$.

Amersfoort I „ 135–155 μ (PH = 6).

„ II „ 120–180 μ mit einer grossen Zahl Individuen von $\pm 155 \mu$ (PH = 8).

Friesland „ 125–185 μ , mit starker Streuung (PH = 9).

Schokland „ 90–115 μ , Mittelwert von sechs Stellen, (PH = 8–8.5).

Die Struktur der Schale bietet nur eine geringe Variation, abgesehen von einer gewissen Verschiedenheit in der Grösse der Elemente. Die Farbe ist meistens hellgelb bis bräunlich.

D. G.

Cyphoderia laevis PENARD.

Über diese nur von PENARD im Genfer See und dessen unmittelbarer Nähe beobachtete und von mir in einem Graben an der Innenseite der Dünen wiedergefundene Art (Fig. 13) habe ich an anderer Stelle (De Levende Natuur 1935/36, THIJSSSE-nummer) ausführlicher berichtet.

H.

Familie Amphistomina.

Gattung Amphitrema.

Amphitrema flavum (ARCHER) PENARD.

Diese Art des bekanntlich streng am *Sphagnum* gebundenen Rhizopodengenus *Amphitrema* wurde 1932 zum ersten Mal in unserem Faunengebiet aufgefunden in einer *Sphagnum*-probe aus dem bekannten *Scheuchzerietum* von Eerde bei Ommen (Ov.). Trotz längerer Beobachtung gelang es mir nicht anders als

leere Schalen und einige tote Individuen zu entdecken; letztere enthielten aber Reste des Plasmakörpers in einem Erhaltungszustand, der schliessen liess, dass der Tod wohl erst kurz zuvor



Fig. 13. *Cyphoderia laevis* PENARD. Lebende Tiere, *a-c* von der Seite; *d* an einem Sappropeliumteilchen angesogen; *e* von vorn, *f* von oben.

eingetreten war. Grösse und Schalenbau waren normal; die Plasmareste enthielten Zoochlorellen in grosser Zahl.

In einer Sappropeliumprobe vom Westeinderplas (bei Aalsmeer, N.H.) kamen einige typische dunkelgefärbte, leere Schalen

dieser Art vor; siehe dafür HOOGENRAAD '34. Da *Amphitrema flavum* in fossilem Zustande auch im jüngsten *Sphagnum*torf der niederländischen Hochmoore eine allgemeine Erscheinung ist, muss angenommen werden, dass sie im Hochmoor erst in rezenter Zeit ausgestorben ist. Dasselbe gilt von *A. wrightianum* ARCHER, welche bisher in unserem Faunengebiet lebend noch nicht beobachtet ist; in der obengenannten Sapropeliumprobe vom Westeinderplas war auch diese Art subfossil durch einige leere Schalen vertreten. H.

Amphitrema stenostoma NÜSSLIN.

Obwohl erst im Sommer 1931 das Vorkommen dieser *Amphitrema*-Art im niederländischen Faunengebiet festgestellt wurde,

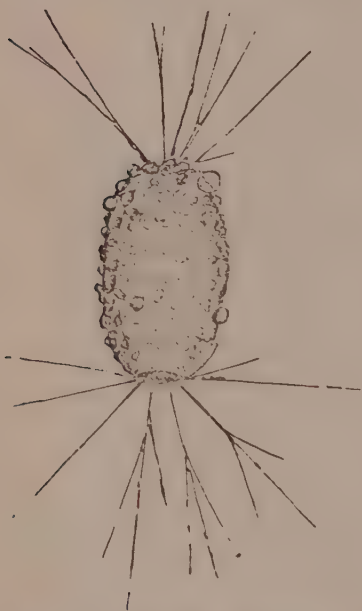


Fig. 14. *Amphitrema stenostoma* NÜSSLIN. Lebendes Tier (von Wijster) mit ausgebreiteten Pseudopodien.

ist sie bisher an vier Fundstellen (s. Tabelle S. 482) beobachtet worden und scheint daher etwas weniger selten zu sein als *A. flavum*. Grössenverhältnisse, Bau des Plasmakörpers und Struktur der Schale waren normal. Das zuerst studierte Material (von Wijster) enthielt nicht nur ziemlich viel leere Schalen, sondern auch einige Individuen, welche ich der frischgrünen Farbe ihren Zoochlorellen wegen für lebende hielt. Aktive Exemplare mit ausgebreiteten Pseudopodien waren aber zunächst nicht zu finden. Ich kultivierte das Material aber einige Zeit weiter und fand dann etwa zwei Monate nach der ersten Beobachtung ein Individuum mit schönen, weit ausgebreiteten Pseudopodien aus den beiden Schalen-

öffnungen heraustretend (Fig. 14). Dieselben waren mehrmals gegabelt, aber nicht anastomosierend, einige sehr breit und etwa bandförmig; nur sehr langsam änderte sich ihre Konfiguration.

Am folgenden Tag hatte dieses Individuum die Pseudopodien wieder eingezogen. Unter den inaktiven, aber zweifelsohne lebenden Exemplaren hatte eines das Plasma zu einer regelmässig abgerundeten ellipsoidalen Masse zusammengezogen, welche von einer deutlich sichtbaren dunklen Linie umgeben war, die wohl eine gesonderte Membran darstellte, mit der das Plasma sich umgeben hatte. Sehr wahrscheinlich war dies also ein Fall von Zystenbildung, was ich hervorhebe, weil bekanntlich fast alle Beobachter der *Amphitrema*-Arten darüber einig sind, dass bei diesem Genus Zystenbildung nur äusserst selten oder vielleicht niemals vorkommen soll. Nur AWERINZEW ('06) sagt, dass es ihm gelungen sei, „mehrere Male Zysten mit zweischichtiger Hülle bei *Amphitrema wrightiana* und *Ditrema flavum* zu beobachten“. In einer fossilen Schale von *A. wrightianum* fand ich einmal eine Struktur, welche ich als eine Zystenmembran deuten möchte (HOOGENRAAD '34).

Ich möchte noch hinzufügen, dass DEFLANDRE ('27), welcher die Rhizopoden Frankreichs bearbeitete, *A. wrightianum* in seinem Gebiete nicht, *A. flavum* und *stenostoma* jede nur von einer einzigen Stelle angibt, während VAN OYE ('33) sie im Hohen Venn ganz und gar nicht aufgefunden hat; dagegen werden sie von verschiedenen Autoren für einige Stellen Mitteleuropas auch in neuerer Zeit angegeben. Bemerkenswert ist auch, dass LEIDY in seiner Monographie der Rhizopoden Nordamerikas die *Amphitrema*-Arten für dieses Gebiet nicht vermeldet, obwohl er auch an verschiedenen Stellen gesammelte *Sphagnum*proben untersuchte. Nur WAILES macht über das Vorkommen in Nordamerika eine Angabe, nach welcher sämtliche drei Arten bei Lakehurst N. J. gefunden sind. HEINIS ('14) fand ein Individuum von *A. flavum* in *Sphagnum* und Moose von Paramo Cruz Verde und *A. stenostoma* – wohl in mehreren Exemplaren – am gleichen Fundort und ausserdem am Pass des Boquerons, beide in Kolumbien (Südamerika). H.

Familie Gromiina.

Gattung Microgromia.

Microgromia elegantula PENARD.

Zum ersten Male im Jahre 1926 wurde in unserem Gebiet eine Art der Gattung *Microgromia* HERTW. et LESS. entdeckt und

zwar in einigen typischen, einander gleichen Individuen (Fig. 15). Ich habe die Tiere während einiger Tage im lebenden Zustand studieren können; Teilungen wurden nicht beobachtet.

Besonders nach dem Studium der Arbeit von VALKANOV ('30), der eine grosse Anzahl dieser Tiere gefunden hat, bin

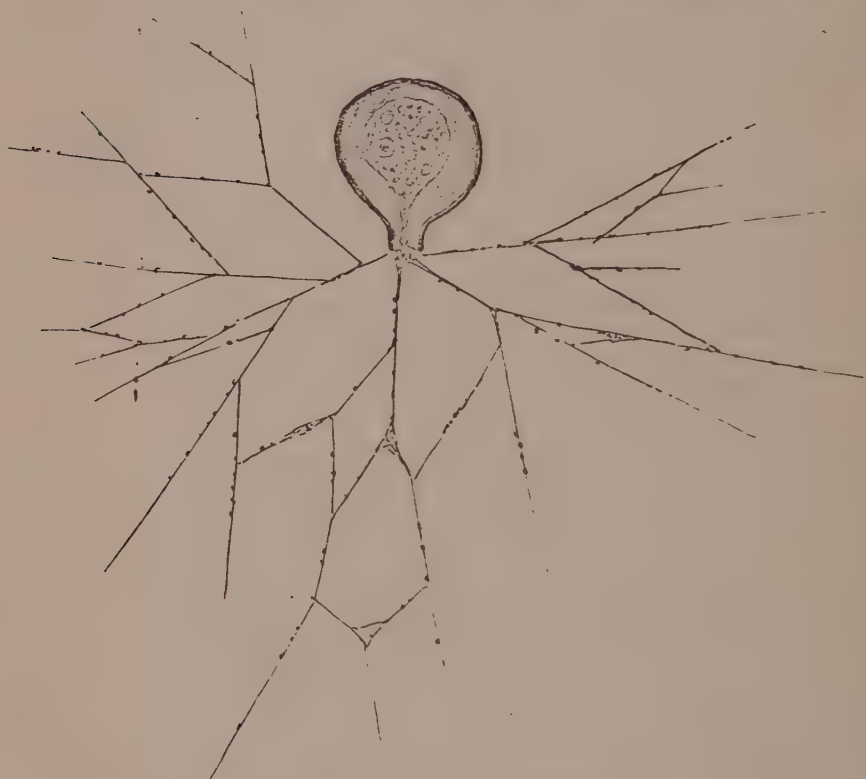


Fig. 15. *Microgromia elegantula* PENARD. Lebendes Tier mit ausgebreitetem Pseudopodienretikulum.

ich geneigt, meine Tiere ebenso wie VALKANOV die seinigen zur *Species elegantula* PEN. zu bringen, obgleich einige Unstimmigkeiten mit der PENARDSchen Diagnose nicht zu leugnen sind. Nach PENARD hat die Schale eine reine Kugelform, während der Hals sehr wenig ausgebildet ist; meine Exemplare waren aber – ebenso wie diejenigen von VALKANOV – etwas unregelmässiger und hatten eine deutliche halsartige Verlängerung der Schale. Von den Pseudopodien sagt PENARD: „très-fins,

très-droits, longs, parfois ramifiés, couverts de fines granulations"; von einem Retikulum, welches Merkmal gerade für die Gattung *Microgromia* so ausserordentlich charakteristisch ist, ist aber nicht die Rede. Dagegen war bei meinen Tieren das Pseudopodiennetz sehr schön entwickelt und oft sehr weit ausge dehnt; die Fäden des Netzes, besonders die distalen, waren aber so ausserordentlich dünn, dass ich sie oft nur mit grösster Mühe beobachten konnte. Auch die Körnchenströmung war normal ausgebildet (Fig. 15).

VALKANOV hat in der Umgegend von Sofia diese Art wiederholt aufgefunden, sodass er sich darüber wundert, dass seit der Entdeckung durch PENARD das Tier niemals wiedergesehen zu sein scheint. Er konstatiert ausdrücklich das Vorkommen eines kürzeren oder längeren Halses, während nach ihm die Form der Schale abhängig ist von dem Orte wo und den Umständen unter denen sie gebildet wird; bisweilen ist sie gar halbkugelförmig. Die Pseudopodien erwähnt VALKANOV gar nicht; die Zeichnungen VALKANOVs sind wenig überzeugend; insofern aber etwas daraus zu machen ist, sind die Pseudopodien stärker verzweigt und mehr zu denen der *Reticulosa* nähernd als bei den PENARDSchen Tieren. VALKANOV beschreibt ferner Teilung und Enzystierung; Zoosporenbildung wurde nicht beobachtet; die jungen Individuen waren *Vampyrella*-artig. VALKANOV rechnet *Microgromia* zur *Chlamydothrys*-Gruppe, was mir nicht an gänglich zu sein scheint. H.

Gattung *Lieberkuehnia*.

Lieberkuehnia Wageneri CLAP. et LACHM.

Entgegen den Behauptungen von DE SAEDELEER ('34) glaube ich feststellen zu können, dass diese schöne *Allogromia* auch in brackigem und salzem Wasser vorkommt. Im Brackwasser an der Küste der Insel Schoklands wurde sie in vielen schönen Exemplaren von 150–175 μ Grösse beobachtet (Fig. 16).

D. G.

Unterklasse Heliozoa – Ordnung Desmothoraca – Gattung *Hedriocystis*.
Hedriocystis pellucida HERTW. et LESS.

Diese von mir ('27) eingehend studierte Heliozoenart haben wir bisher noch zweimal (Eemnes 1930, Gorsel 1930) in unserem Gebiet beobachtet, wenn auch beide Male in nur wenigen

Individuen. Am Gorselschen Materiale habe ich noch einige weitere Beobachtungen anstellen können, über die ich hier kurz berichte. Alle Individuen gehörten zur dünnshaligen Form. Sehr auffallend war wieder die stark amoeboide Beweglichkeit des Plasmakörpers innerhalb der Schale und besonders auch der Pseudopodien. Diese letztere, bisweilen typisch fili-form; verbreiteten sich oft sowohl innerhalb als ausserhalb

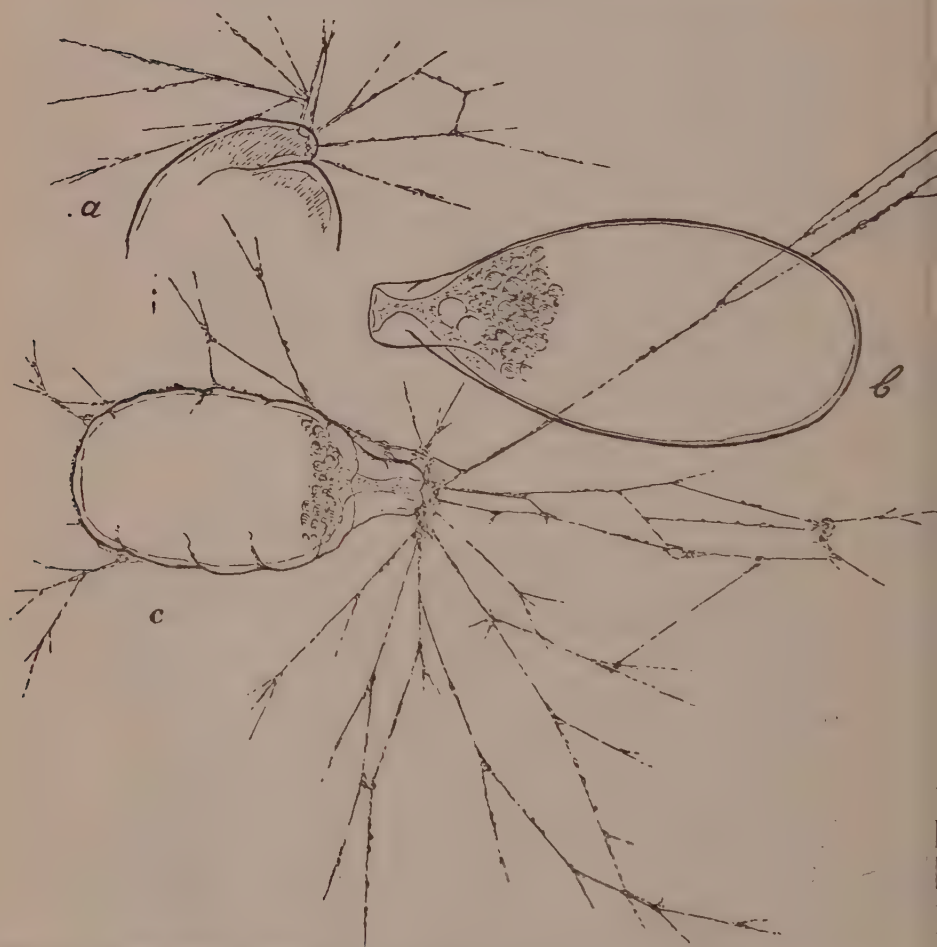


Fig. 16. *Lieberkuhnia Wageneri* CLAP. et LACHM. Lebende Tiere. *a* Detail der Mundöffnung mit Pseudopodienstiel. *b* Ruhezustand mit glatter Hülle. *c* Aktives Tier mit gefalteter Hülle und Pseudopodienretikulum.

der Schale sehr stark und unregelmässig, wodurch sie den typischen Habitus der Heliozoenpseudopodien gänzlich verloren. Diese metabolischen Prozesse waren besonders deutlich bei einem Individuum, welches bald darauf der Schale entschlüpfte um als Schwärmer ins Freie hinauszuwandern und das sich also wohl kurz vorher geteilt hatte. Der Durchtritt durch die Schalenpore dauerte nicht weniger als zwei volle Minuten; während dieser Zeit war derjenige Teil des Plasmakörpers, der sich gerade in der Schalenöffnung befand, ausserordentlich tief eingeschnürt, die Schale selbst dagegen gar nicht deformiert; es deutet dies auf eine grosse Festigkeit der Schalensubstanz hin. Der Bau des zweigeisslichen Schwärmers war vollkommen demjenigen der von mir früher ('27) beschriebenen gleich. Etwas über 12 Minuten konnte ich die Bewegungen des sehr lebhaften Schwärmers verfolgen; dann wurde er gefangen durch die Pseudopodien eines Individuums einer kleinen *Acanthocystis*-Art, welche in diesem Materiale sehr zahlreich war, und innerhalb etwa 30 Sekunden in den Plasmakörper des Heliozoons aufgenommen. Bei der ersten Berührung mit den Pseudopodien des Heliozoons rundete sich der bis dahin länglich elliptische Körper des *Hedriocystis*-Schwärmers plötzlich kugelförmig ab; in Beziehung zu der Tatsache, dass auch der sich festsetzende Schwärmer momentan seine Ellipsform verliert und ebenfalls kugelförmig wird, ist die elliptische Gestalt des freischwimmenden Schwärmers wohl als ein Ausdruck des augenblicklichen Bewegungszustandes zu deuten.

Bei einem Individuum beobachtete ich die extrathekoidale Verdauung eines Flagellaten, der in Grösse dem *Hedriocystis*-Individuum (die Schale einbegriffen) etwa gleich kam.

Im Material von Eemnes entdeckte ich ungefähr zur gleichen Zeit einige Individuen der dickschaligen Form, welche mit meiner früheren Diagnose dieser Form völlig übereinstimmten. Auch der Stiel dieser Form ist dicker und anscheinend etwas kürzer als derjenige der dünnschaligen. An einem dieser dickschaligen Individuen wurde auch die Teilung beobachtet, welche genau in derselben Weise verlief wie beim Material von 1927.

Unter den Gorselschen Exemplaren wurde ein Objekt aufgefunden, welches möglicherweise eine Zyste der dünnschaligen Form darstellte, nur würde die Gestalt der Schale dann sehr abweichend von derjenigen der aktiven Tiere sein. Die „cystes“

von PENARD sind sicherlich keine Zysten, sondern in Teilung begriffene Individuen.

Nach meiner Arbeit von 1927 hat VALKANOV ('28) Beobachtungen über *Hedriocystis pellucida* veröffentlicht, welche sich besonders auf die Stielbildung beziehen. Am Anfang seiner Mitteilungen sagt VALKANOV, dass seine Beobachtungen mit meinen Ausführungen nicht übereinstimmen. Wenn ich nun VALKANOVs Arbeit aufmerksam lese, dann scheint mir seine Meinung nicht berechtigt, sondern aus einer ungenauen Kenntnisnahme meiner Mitteilungen hervorzugehen und unsere Beobachtungen im Gegenteil sehr gut mit einander übereinzustimmen. VALKANOV zitiert meine Arbeit von 1927 und sagt dann (p. 448): „Aus diesen Ausführungen geht hervor:

1. dass der Stiel bei *Hedriocystis* als eine blosse Verlängerung des Plasmakörpers ausgelegt wird;
2. dass diese Entstehungsweise auch bei *Clathrulina* angenommen ist, ohne dass diesbezüglich genaue Beobachtungen existieren.

Den ersten Punkt konnte ich bestätigen und gebe hier eine Zeichnung von der Stielbildung bei *Hedriocystis*.

Über die entsprechenden Vorgänge bei *Clathrulina* aber weichen meine Beobachtungen sehr weit von allem bisher Bekannten ab, weswegen ich sie mitteilen möchte“.

Man sieht hieraus erstens, dass ein Widerspruch in Bezug auf die Bildung des *Hedriocystis*-Stiels nicht besteht. Was aber die zweite Art der desmothoraken Heliozoen, *Clathrulina elegans*, betrifft, darüber habe ich, wie auch aus meinen Ausführungen deutlich hervorgeht, gar keine eigene Erfahrungen, sondern zitierte ich nur die Arbeit von HERTWIG und LESSER, welche m.W. die einzigen Autoren sind, bei welchen über die Stielbildung dieser Art etwas zu finden ist. VALKANOV selber sagt (p. 446), dass bisher über die Bildung der *Hedriocystis*- und *Clathrulina*-Stiele nur Vermutungen bestanden. Es besteht hier also gar kein Gegensatz zwischen VALKANOVs und meinen Beobachtungen, sondern nur zwischen den seinigen und den „Vermutungen“ HERTWIGs und LESSERS. Und wo VALKANOV weiter (p. 446) auch alle meine „Angaben über die Morphologie dieses Tieres, auch über die Entwicklung der Jungen, bestätigen kann“, so glaube ich, dass wir in allen Punkten, über die wir tatsächliche Erfahrungen sammeln konnten, in bester Weise übereinstimmen.

Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, dass DE SAEDELEER ('30) unter dem Namen *Monomastigocystis brachypous* einen sehr interessanten Organismus beschreibt, welcher zweifels- ohne der *Hedriocystis* systematisch sehr nahe steht und sich davon unterscheidet erstens durch den Stiel, der sehr kurz ist oder gänzlich fehlt, und zweitens durch den Besitz von Schwärmern mit nur einem einzigen Flagellum; letzteres Merkmal wird in dem Genus-, ersteres in dem Speziesnamen ausgedrückt. Auch die Entwicklung des Schwärmers von *Monomastigocystis* bietet manche interessante Vergleichungspunkte mit derjenigen von *Hedriocystis*. Leider hat DE SAEDELEER die Anheftung des Schwärmers nicht beobachtet und macht er auch keine Angaben über die Bildung des gelegentlich vorhandenen Stieles. Was er aber über den Bau der Schale, des fertigen Stieles – wenn anwesend – und des Plasmakörpers sagt, macht es sehr wahrscheinlich, dass die Stielbildung in derselben Weise verläuft wie bei *Hedriocystis*. H.

3. ÜBERSICHTSTABELLE DER GEFUNDENEN ARTEN.

Die insgesamt 62 Stationen, an denen wir für unsere Studien (seit 1927) Material gesammelt haben, sind in untenstehender Tabelle fortlaufend genummert; sie können zu fünf ökologischen Gruppen gebracht werden, auf welche sie sich wie folgt verteilen.

I. *Sphagnum*, diverse Arten, mit der Hand ausgepresst.

Stationen: 1. Wisselsche Veen bei Epe (Gld.). 2. Vragender Veen bei Winterswijk. 3. Wijster (Dr.). 4. Gorsel. 5. Leuvenheim bei Brummen. 6. Zijpenberg bei Rheden (Gld.). 7. Eerde bei Ommen (Ov.). 8. Kootwijkerveen bei Apeldoorn. 9. Gerritsflesch bei Apeldoorn. 10. Heelsum. 11. Baarn. 12. Middelburen (Fr.). 13. Amersfoort. 14. Hilversum. 15. Bakkeveen (Fr.). 16. N. Amsterdam (Dr.). 17. Giethoorn (Ov.). 18. Hummelo (Gld.). 19. Best (N.Br.). 20. Lemmer. 21. Klarenbeek (Gld.). 22. Diepenveen bei Deventer. 23. Westeinderplas bei Aalsmeer. 24. Unbenanntes Ven bei Winterswijk. 25. Oisterwijk. 26. Maarn. 27. Enter (Ov.).

II. *Saproelium*, gesammelt in mit *Sphagnum* bewachsenen Tümpeln.

28. Waschkolk bei Nunspeet. 29. Wisselsche Veen bei Epe (Gld.). 30. Wijster (Dr.). 31. Zijpenberg bei Rheden (Gld.).

32. Westeinderplas bei Aalsmeer. 33. Braassemmermeer. 34. Soesterveen. 35. Amersfoort. 36. Craailoo bei Hilversum. 37. Enter (Ov.).

III. *Polytrichum*-, *Hypnum*- und *Leucobryum*-Arten aus Nadelwäldern und Heidefeldern, mit der Hand ausgepresst.

38. Wijster (Dr.). 39. Leuvenheim bei Brummen. 40. Gorsel. 41. Diepenveen bei Deventer. 42. Rheden (Gld.). 43. Bathmen (Ov.). 44. Olst bei Deventer. 45. Amersfoort. 46. Veenendaal. 47. Kootwijk bei Apeldoorn. 48. Zeist. 49. Hilversum.

IV. *Sapropelium*, aus nicht mit *Sphagnum* bewachsenen Tümpeln. 50. Noordwijkerhout. 51. Loosduinen. 52. Rijswijk (Z.H.). 53. Gorsel. 54. Eemnes. 55. Brummen. 56. Diepenveen bei Deventer. 57. Bathmen (Ov.). 58. Amersfoort. 59. Friesland, diverse Stellen. 60. Loosdrecht.

V. *Brackisches Wasser*.

61. Schokland. 62. Helder.

(Die 33 unterstrichenen Arten sind neu für unser Faunengebiet).

I. RHIZOPODA.

<i>Amoeba beryllifera</i>	II 29, 35, 37; IV 54, 55, 60.
„ <i>guttula</i>	I 13, 14; II 35; IV 53, 54, 58.
„ <i>limax</i>	II 34; IV 60.
„ <i>Proteus</i>	I 1, 6, 13, 14, 27; II 29, 34, 35, 36, 37; IV 53, 54, 55, 58, 59.
„ <i>spumosa</i>	II 29, 35.
„ <i>striata</i>	I 6; II 29, 34; IV 53, 54, 55, 57.
„ <i>radiosa</i>	I 2, 6; II 34; IV 53, 54, 55, 60.
„ <i>verrucosa</i>	I 6; II 35; III 40, 45; IV 54, 55.
„ <i>villosa</i>	IV 54.
„ <i>viridis</i>	II 29; IV 53.
<u><i>Amphitrema flavum</i></u>	I 7; II 32 ¹⁾ , 33 ¹⁾ .
„ <u><i>stenostoma</i></u>	I 3, 6, 13, 14.

¹⁾ Die Proben II 32 und 33 bestanden aller Wahrscheinlichkeit nach aus subfossilem *Sapropelium* (s. S. 473); bei der Beurteilung der in ihnen enthaltenen Rhizopodenarten ist hiermit Rechnung zu halten.

<u>Arcella angulosa</u>	IV 54.
„ <u>arenaria</u>	I 3, 20; III 41, 43, 45.
„ <u>artocrea</u>	I 1, 2, 5, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 24, 25; II 29; III 38.
„ <u>costata</u>	IV 54.
„ <u>dentata</u>	IV 55.
„ <u>discoidea</u>	I 2, 3, 4, 5, 7, 12, 13, 14, 15, 19, 20, 21, 23, 25; II 29, 32, 33, 35, 36; III 40, 43; IV 50, 52, 53, 54, 55, 56, 57.
„ <u>hemisphaerica</u>	I 3, 6, 8, 13, 14, 15, 19, 25; II 29, 31, 33 ¹⁾ , 34, 35, 36; IV 50, 52, 54, 55, 56, 58.
„ <u>mitrata</u>	I 3, 14, 19, 25.
„ <u>vulgaris</u>	I 2, 3, 4, 7, 13, 14, 19; II 28, 29, 30, 33 ¹⁾ , 34, 35, 36; IV 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58; V 61.
<u>Assulina muscorum</u>	I 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27; II 28, 29, 31, 34, 35; III 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 49.
„ <u>seminulum</u>	I 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 13, 14, 15, 17, 19, 24, 25, 26, 27; II 28, 29, 33 ¹⁾ , 34; III 38, 40, 44, 46, 47.
<u>Biomyxa vagans</u>	II 28, 29, 34, 35; IV 54, 55.
<u>Bullinula indica</u>	I 3, 4, 9, 13, 14, 15, 16, 22; II 35; III 38, 40, 43, 44, 45, 47.
<u>Centropyxis aculeata</u>	I 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 19, 20, 23, 24, 25; II 29, 30, 31, 32 ¹⁾ , 33 ¹⁾ , 35, 36; III 38, 39, 46; IV 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60.
„ <u>aerophila</u>	III 43, 45, 46, 48, 49.
„ <u>cassis</u>	I 8, 13; II 35.
„ <u>constricta</u>	I 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26; II 29, 30, 31, 32 ¹⁾ , 33 ¹⁾ , 34; III 40, 41, 42, 44; IV 50, 51, 53, 54, 55, 56, 57.
<u>Chlamydothrys stercorea</u>	IV 54.

1) S. die Fussnote auf voriger Seite.

<i>Cochliopodium bilimbosum</i>	I 14, 27; II 29, 36, 37; IV 53, 54, 55, 57.
„ <i>echinatum</i>	IV 53, 54.
„ <i>minutum</i>	II 34; III 48; IV 54.
<i>Corythion dubium</i>	I 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25; II 28, 29, 30, 31; III 38, 40, 41, 43, 44, 46, 48, 49; IV 54.
„ <i>pulchellum</i>	I 18; II 29; III 38.
<i>Cryptodiffugia compressa</i>	II 28; IV 53, 57.
„ <i>oviformis</i>	I 1, 3, 4, 7, 9, 17, 21; II 29; III 40.
„ <i>sacculus</i>	IV 57.
<i>Cyphoderia laevis</i>	IV 50.
„ <i>margaritacea</i>	I 6, 13, 27; II 29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37; III 39; IV 50, 54, 55, 56, 59, 60; V 61.
<i>Diffugia acuminata</i>	I 1, 4, 9, 14, 19, 27; II 29, 30, 33 ¹⁾ , 34, 36, 37; IV 50, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 59, 60.
„ <i>amphora</i>	II 36; IV 54, 55, 58.
„ <i>bacilliarum</i>	
<i>f. elegans</i>	I 1, 2, 3, 12, 13; II 34, 35; IV 53, 57.
„ <i>bacillifera</i>	I 1, 3, 5, 13, 14, 19, 25; II 28, 29, 30,
„ <i>corona</i>	I 14; IV 55, 57, 59.
„ <i>curvicaulis</i>	I 25; IV 54.
„ <i>globulosa</i>	I 2, 3, 4, 6, 13, 14, 17, 19; II 29, 35; III 40, 42; IV 54, 55.
„ <i>gramen</i>	IV 54, 55.
„ <i>lacustris</i>	IV 54, 58.
„ <i>lobostoma</i>	IV 55, 58.
„ <i>lucida</i>	I 6, 7.
„ <i>oviformis</i>	I 7, 13, 25; II 35.
„ <i>pulex</i>	IV 57.
„ <i>pyriformis</i>	I 1, 3, 4, 6, 7, 13, 19; II 29, 33 ¹⁾ , 34, 35, 36; IV 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58.
„ <i>rubescens</i>	I 2, 3, 6, 7, 9, 12, 13, 14, 15, 19, 25, 26; II 30, 31, 35.

¹⁾ S. Fussnote auf S. 482.

<u>Diffugia tuberculata</u>	I 1, 13, 25; II 35; IV 54, 55.
„ <u>urceolata</u>	I 1, 2, 14, 25; II 34, 35, 36; IV 55, 60.
<u>Dinamoeba mirabilis</u>	IV 55; V 61.
<u>Diplophrys Archeri</u>	I 6; II 29; IV 53, 54, 55, 57, 58.
<u>Euglypha acanthophora</u>	I 1, 2, 6, 13, 14, 18, 19, 25, 27; II 29, 35, 37; III 49; IV 53, 54, 55, 56.
„ <u>brachiata</u>	I 6, 14, 25; II 36; IV 54, 55, 58.
„ <u>ciliata</u>	I 1, 2, 3, 6, 7, 8, 13, 14, 19, 25, 26, 27; II 29, 34, 35; III 45, 48.
„ <u>compressa</u>	I 3, 5, 7, 13; II 34.
„ <u>cristata</u>	I 1, 3, 4, 6, 10, 13, 14, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 25, 26, 27; II 28, 29, 30, 33 ¹⁾ , 34, 35; IV 54, 55, 56.
„ <u>filifera</u>	I 3, 6, 7, 13, 14, 26; II 35.
„ <u>laevis</u>	I 13, 26; II 28, 34; III 40, 45, 46, 48.
„ <u>strigosa</u>	I 1, 3, 4, 5, 7, 12, 16, 19; II 28, 29; III 38.
<u>Frenzelina minima</u>	I 1, 2, 6, 14, 27; II 29, 34; IV 53, 54, 55, 57.
<u>Gromia nigricans</u>	IV 55.
<u>Heleopera petricola</u>	I 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 13, 14, 17, 19, 23, 24, 25, 26; II 28, 29, 33 ¹⁾ , 34, 35; III 41; IV 54, 55.
„ <u>picta</u>	I 17.
„ <u>rosea</u>	I 3, 6, 7, 11, 20, 24, 25, 27; II 29, 33 ¹⁾ .
<u>Hyalodiscus rubicundus</u>	IV 53, 54.
<u>Hyalosphenia cuneata</u>	II 37; IV 55, 56.
„ <u>elegans</u>	I 3, 7, 17; II 34; III 38.
„ <u>papilio</u>	I 7, 8, 11, 13, 17, 24, 25, 26; II 32 ¹⁾ , 33 ¹⁾ , 35.
<u>Leptophrys elegans</u>	II 29, 34.
<u>Lesquereusia epistomium</u>	I 1.
„ <u>modesta</u>	I 1, 7, 14; II 29, 34, 36.
„ <u>spiralis</u>	I 1, 6, 13, 25; II 29, 31, 34, 35, 36, 37; III 39; IV 55, 60.
<u>Lieberkuehnia Wageneri</u>	I 1; V 61, 62.
<u>Mastigina setosa</u>	IV 54, 55, 58.

¹⁾ S. Fussnote auf S. 482.

<i>Nebela americana</i>	I 1, 6.
„ <i>barbata</i>	I 25.
„ <i>bursella</i>	I 1, 4, 6, 7, 13, 14, 17, 23, 24; II 35; III 39, 40, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49.
„ <i>carinata</i>	I 1, 2, 3, 13, 14, 19, 25.
„ <i>collaris</i>	I 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26, 27; II 28, 29, 30, 33 ¹⁾ , 34; III 38, 39, 40, 41, 42, 43; IV 55.
„ <i>dentistoma</i>	I 1, 6, 13; II 31, 35.
„ <i>galeata</i>	I 1, 3, 6; II 34.
„ <i>galeata f. minor</i>	I 1, 6.
„ <i>lageniformis</i>	I 1, 14; II 29; III 39, 41.
„ <i>marginata</i>	I 1, 13; III 48.
„ <i>militaris</i>	I 1, 3, 4, 6, 7, 11, 12, 13, 14, 16, 19, 23, 24, 27, II 29; III 38, 40, 44, 45, IV 55, 58.
„ <i>tenella</i>	I 1, 3, 7, 14, 19; III 38, 43.
„ <i>tubulosa</i>	I 6; II 31.
„ <i>vitrea</i>	I 3, 6; II 30; III 39.
<i>Pamphagus arcuatus</i>	IV 58.
„ <i>granulatus</i>	II 36; IV 54.
„ <i>hyalinus</i>	I 13; II 29, 35; IV 54, 58.
<i>Pareuglypha reticulata</i>	IV 55, 58.
<i>Paulinella chromatophora</i>	I 1; II 29; IV 50, 54, 55, 56, 58.
<i>Pelomyxa palustris</i>	I 14; II 36; IV 54, 55; V 61.
„ <i>villosa</i>	IV 54, 58.
<i>Penardia mutabilis</i>	IV 53.
<i>Phryganella hemisphaerica</i>	I 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 12, 13, 14, 17, 19, 20, 21, 23, 24, 25; III 38, 40, 42, 43, 44; IV 55.
<i>Plagiophrys scutiformis</i>	II 34; IV 53.
<i>Pontigulasia bigibbosa</i>	I 14, 25; II 36; IV 55.
„ <i>spectabilis</i>	I 13; II 35.
<i>Pseudochlamys patella</i>	I 13; II 34, 35; IV 50, 52, 53, 54, 55, 56, 57.
<i>Pseudodiffugia Archeri</i>	IV 55.
„ <i>fascicularis</i>	II 29; IV 53, 57.
<i>Pyxidicula operculata</i>	I 3; IV 52, 53, 54, 56, 57.

¹⁾ S. Fussnote auf S. 482.

Quadrula irregularis	IV 54.
„ symmetrica	I 1, 13, 14, 20, 23; II 29, 31, 35, 37; IV 52, 54, 55, 58.
Spenoderia dentata	I 1, 3, 4, 6, 10, 14, 17, 23, 27; II 29.
„ fissirostris	I 8, 26.
„ lenta	I 1, 3, 6, 8, 9, 10, 13, 14, 18, 19, 21, 24, 25; II 29, 31, 34; III 39, 45; IV 58.
Trigonopyxis arcula	I 1, 3, 4, 9, 11, 13, 14, 16, 20, 22, 23; II 29, 31; III 38, 40, 41, 42, 43, 45, 46, 47; IV 58.
Trinema complanatum	I 1, 3, 4, 6, 9, 10, 11, 17, 18, 19, 23, 24, 25, 26; II 28, 30; III 38, 40, 41, 42, 43, 44.
„ enchelys	I 3, 4, 6, 14, 17, 18, 19, 21, 25, 27; II 29, 30, 32 ¹⁾ , 33 ¹⁾ , 34, 37; III 46; IV 51, 53, 54, 55, 57.
„ lineare	I 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 25, 26; II 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35; III 38, 39, 40, 43, 44; IV 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56.
Vampyrella lateritia	II 34.
„ vorax	I 13; IV 54.

II. HELIOZOA.

Acanthocystis aculeata	IV 50, 54, 55, 58, 59, 60.
„ spinifera	I 5; II 36.
„ turfacea	I 13, 26; II 35, 36, 37; IV 54, 55.
Actinophrys Sol	I 4, 6, 17; II 29, 37; IV 54, 55, 59; V 61, 62.
Actinosphaerium Eichhornii	II 29, 37; IV 55.
Clathrulina elegans	I 3, 12, 13, 14, 25; II 35, 36; IV 53, 54, 55.
Hedriocystis pellucida	IV 53, 54.
Pompholyxophrys exigua	IV 53.
„ punicea	IV 56.
Rhaphidiophrys elegans	I 13; II 35; IV 55.
„ pallida	I 13; II 35; IV 53, 56, 58.
„ viridis	IV 53, 54.

1) S. Fussnote auf S. 482.

4. LITERATURLISTE.

- LEIDY J., ('79), Fresh-Water Rhizopods of North-America, 1879.
- TARÁNEK K. J., ('82), Monographie der Nebeliden Böhmen's (Abh. böhm. Ges. Wiss. (6) XI, 1882).
- PENARD E., ('99), Les Rhizopodes de faune profonde dans le lac Léman (Rev. Suisse Zool. VII, 1899).
- , ('02), Faune rhizopodique du Bassin du Léman, 1902.
- , ('04), Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce (Arch. Prot. K. III, 1904).
- , ('05), Les Sarcodins des grands lacs, 1905.
- CASH, J., HOPKINSON, J., and WAILES G. H. ('05-'21), The British Fresh-water Rhizopoda and Heliozoa (1905-'21).
- AWERINZEW, S., ('06), Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserrhizopoden (Arch. Prot.k. VIII, 1906).
- PENARD, E., ('10), Rhizopodes nouveaux (Rev. Suisse Zool. XVIII, 1910).
- , ('11), Rhizopodes d'eau douce (Brit. Antarct. Exp. Rep. I, 6, 1911).
- WAILES, G. H. and PENARD, E., ('11), Rhizopoda (Clare Island Survey, 65, 1911).
- PENARD, E., ('12), Notes sur quelques Sarcodins (Rev. Suisse Zool. XX, 1912).
- HEINIS, F., ('14), Die Moosfauna Columbiens (Mém. soc. Neuchâtel, V, 1914).
- HEGNER, R. W., ('19), The effects of environmental factors upon the heritable characteristics of *Arcella dentata* and *A. polyzona* (Journ. exp. Zool. XXIX, 1919).
- DEFLANDRE, G., ('27), Matériaux pour la Faune rhizopodique de France (Bull. Soc. Zool. France, LII, 1927).
- VALKANOV, A., ('28), Protistenstudien III (Arch. Prot.k. LXIV, 1928).
- HOOGENRAAD, H. R. en DE GROOT, A. A., ('27), Rhizopoden en Heliozoën uit het zoetwater van Nederland IV (Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2) XX, 1927).
- DEFLANDRE, G., ('28), Le Genre *Arcella* EHRLH. (Arch. Prot.k. LXIV, 1928).
- , ('29), Le Genre *Centrotyxis* STEIN (Arch. Prot.k. LXVII, 1929).
- VALKANOV, A., ('30), Über die Morphologie und Karyologie der *Microgromia elegantula* PEN. (Arch. Prot.k. LXXI, 1930).
- SAEDELEER, H. DE, ('30), Structure, nutrition, reproduction de *Monomastix brachypous* n.g., n.sp., etc. (Ann. d. Protologie III, 1930).
- DEFLANDRE, G., ('31), Thécamoebiens nouveaux etc. I (Ann. d. Protologie III, 1931).
- HOOGENRAAD, H. R., ('33), Einige Beobachtungen an *Bullinula indica* PEN. (Arch. Prot.k. LXXIX, 1933).
- OYE, P. VAN, ('33), Rhizopodes du district sub-alpin de la Belgique (Arch. Naturgesch. N.F. II, 1933).
- JUNG, W., ('34), Beobachtungen an der Moor-Thekamöbe *Bullinula indica* PENARD (Abh. Westfäl. Prov. Mus. Naturk. V, 1934).
- SAEDELEER, H. DE, ('34), Beitrag zur Kenntnis der Rhizopoden u.s.w. (Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. no. 60, 1934).
- HOOGENRAAD, H. R., ('34), Studien über die sphagnicolen Rhizopoden der niederländischen Fauna (Arch. Prot.k. LXXXIV, 1934).